

# GEOLOGICA HUNGARICA

FASCICULI AD ILLUSTRANDAM  
NOTIONEM GEOLOGICAM ET PALAEONTOLOGICAM  
REGNI HUNGARIAE

---

---

## SERIES PALAEONTOLOGICA

---

---

FASCICULUS 4.

1-76 PAGINAE, I-VI TABULAE. 6 FIGURAE TEXTI INSERTAE

NOPCSA, FR. Baron : Dinosaurierreste aus Siebenbürgen V.
---

EDIDIT  
INSTITUTUM REGNI HUNGARIAE GEOLOGICUM  
BUDAPESTINI 1929

Geol. Hungarica ser. palaeont.	4	1-76	Budapestini, 20. IX. 1929.
-----------------------------------	---	------	----------------------------

*Manuscriptum conclusum Septembris 1929.*

## I. Einleitung.

Im Jahre 1912 entdeckte Herr BAJAZID ELMAS DODA bei Szentpéterfalva an einem steilen, zwischen zwei Wasserrissen emporziehenden Grate, der aus alternierenden Sandsteinschichten und Ton-  
schichten besteht, in einer festen Schichte blauen Tones sehr nahe bei einander zahlreiche Knochen, deren hoher wissenschaftlicher Wert sich sehr bald zeigte. Leider kamen, nachdem die kaum einen Quadratmeter ausmachende Fundstelle ausgebeutet worden war, trotz ausgiebiger Nachgrabungen an dieser Stelle keine weiteren Knochen zum Vorschein. Mit Ausnahme eines Frontales, eines Schwanzwirbels und einer Haemapophyse, die als zu dem bei Szentpéterfalva und Valiora häufigen Genus *Rhabdodon* gehörend erkannt wurden und einem, von einem Sauropoden stammenden kleinen Rippenbruchstück (die Bestimmung erfolgte auf Grund einer histologischen Untersuchung), stammen alle die übrigen Knochen von einem in der siebenbürgischen Kreide sonst fast unbekannten Tier. Unter den vielen hundert in der siebenbürgischen Kreide bisher gefundenen Resten haben sich nur zwei weitere Wirbelcentra gefunden, die sicher mit dem von Herrn BAJAZID entdeckten Typus zusammengestellt werden können.

Die den neuen, für Szentpéterfalva seltenen Typus umfassenden Knochenreste sind folgende:

1. Ein Schädelfragment;
2. Ein vollkommener Atlas, in den der Condylus des zuvor genannten Schädels hinein passt;
3. Ein grosser, rückwärtiger Halswirbel;
4. Ein Rückenwirbel;
5. Eine vollkommene Brustrippe;
6. Ein proximaler Schwanzwirbel;
7. Eine vollkommene Scapula mit einem Teile des Coracoids;
8. Eine kleine Dermalverknöcherung.

Alle diese Stücke, die den Typus der Spezies *Struthiosaurus transsylvanicus* NOPCSA bilden, sind von mir kurz schon in 1916 beschrieben worden, wobei auch der Schwanzwirbel abgebildet wurde und ein zweitesmal wurden sie in einer Übersicht der siebenbürgischen Kreidefauna in 1923 kurz erwähnt. Die für die Spezies typischen Stücke sind Eigentum der geologischen Abteilung des Natural History Museum in London und haben die Registernummer R 4966. An einer anderen Stelle fanden sich zwei Rückenwirbelcentra vom selben Tier, an einer dritten Stelle ein Zentrum eines distalen Schwanz-



wirbels, das ich auch für einen *Struthiosaurus*-Rest halte. Die folgende Arbeit bezweckt eine genaue Beschreibung von *Struthiosaurus transsylvanicus* zu geben, dieses Genus zu revidieren und diesen Typus mit den übrigen bisher bekannten Dinosauriern zu vergleichen.

In erster Linie soll dementsprechend eine eingehende Beschreibung der einzelnen neuen Reste gegeben werden, dann wird ihre Zusammengehörigkeit erörtert werden und endlich soll mit Hilfe des äusserst gleichen Materials aus der Gosau an eine Rekonstruktion von *Struthiosaurus* geschritten werden, denn hierdurch wird eine Besprechung der systematischen Stellung dieser Gattung endlich wesentlich erleichtert.

Die Möglichkeit, diesen Teil der Monographie der siebenbürgischen Dinosaurier zu schreiben, verdanke ich der Mitwirkung mehrerer Kollegen. Professor F. E. SUESS hatte die Liebenswürdigkeit, mir das im Geologischen Institute der Wiener Universität aufbewahrte, unschätzbare Gosau-Material in meine Wohnung zu schicken und mir so, trotz meiner Krankheit, dessen Bearbeitung zu ermöglichen; Prof. ROMAN schickte mir Photographien südfranzösischer Dinosaurierreste des Geologischen Institutes der Universität in Lyon (vergl. Taf. V); Prof. J. VERSLUYS hatte die Liebenswürdigkeit, mich mit der nötigen Literatur zu versehen; Prof. O. ABEL verdanke ich gar manche Anregung und dermassen ist es mir ein Vergnügen, allen genannten Herren für ihre Hilfe bestens zu danken.

Eine Angabe ist noch methodologisch wichtig. Da es sich bei dem siebenbürgischen *Struthiosaurus*, noch mehr aber bei dem Wiener-Neustädter Exemplar um Stücke handelte, die unter verschiedenen Namen beschrieben worden waren und deren Zusammengehörigkeit bewiesen werden musste, *Struthiosaurus* aber, wie sich zeigen wird, einen isoliert stehenden Typus darstellt, so musste eine von den anatomischen Eigenschaften unabhängige, dabei aber doch zuverlässige Methode gefunden werden, welche die Zusammengehörigkeit der Reste beweisen konnte.

Nachdem durch Studien an mehreren hundert Dünnschliffen verschiedenartiger Reptilrippen erkannt worden war, dass sich nicht nur generische Unterschiede, sondern auch Altersunterschiede an den Dünnschliffen verschiedener Reptilknochen histologisch gut erkennen lassen, lag es auf der Hand, diese Erfahrungen bei der Bestimmung der *Struthiosaurus*-Reste zu verwerten. Infolgedessen wurden von allen als problematisch erachteten Knochen Dünnschliffe angefertigt, die dann histologisch untersucht wurden. Diese ganz sichere Methode hatte zwar zur Folge, dass an den grösseren, natürlichen, aneinander passenden Bruchflächen einiger Knochen transversal zum Faserverlauf 1–2 mm dicke, sich nicht auf die ganze Bruchfläche erstreckende Splitter abgespaltet wurden, wodurch an den Knochen kleine Spalten entstanden, da aber diese Spalten den natürlichen Zusammenhang der Stücke nicht beeinträchtigten und mit Gips leicht ausgefüllt werden konnten, hatte dies keine unliebsamen Folgen.

Zieht man in Betracht, dass beim Herausheben und beim Präparieren fossiler Knochen ohnehin in der Regel kleine Stücke absplitteln, dann kann man die Wichtigkeit dieser Methode am besten daran bewerten, dass durch sie eben diese Splitter sogar für die Entscheidung anatomisch unlösbarer Fragen äusserst wichtig werden.



# LITERATURNACHWEIS.

Die nicht auf Dinosaurier bezug habende Literatur in Fussnoten; Arbeiten, die nurmehr historisches Interesse haben, wurden ausgelassen.

- 1 ABEL, O.: Geschichte und Methodik der Rekonstruktion fossiler Wirbeltiere; (Separat) Jena, 1925 (*Stegosaurus*, *Polacanthus*, *Struthiosaurus*).
- 2 BARNUM BROWN: *Ankylosauridae*, a new family of Dinosaurs; Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.; New-York, 1908 (*Ankylosaurus*).
- 3 BUNZEL, E.: Die Reptilienfauna der Gosau-Formation; Abhandl. k. k. Geolog. Reichs-Anstalt, Vol. V, Wien, 1871 (*Struthiosaurus* = *Danubiosaurus*).
- 4 DÉPERET, CH.: Note sur des nouveaux Dinosauriens du Crétacé supérieur de la Montagne Noire; Bull. Soc. Géol. France, vol. XXVII, Paris, 1907 (*Crataeomus* = *Rhodanosaurus* nov. gen).
- 5 GILMORE, C. W.: Osteology of armoured Dinosaurs in the U. S. National Museum; Bull. U. S. National Museum, Washington, 1914 (*Stegosaurus*, *Hoplitosaurus*).
- 6 — On *Trödon validus*; University of Alberta, Department of Geology, Edmonton, 1924.
- 7 GRANGER & GREGORY: *Protoceratops*, a preceratopsian Dinosaur from Mongolia; Amer. Mus. Novitates; New-York, 1923.
- 8 GREGORY & MOOK: *Protoceratops*, a primitive Ceratopsian; Amer. Mus. Novitates; New-York, 1925.
- 9 HENNIG, EDW.: *Kentrurosaurus aethiopicus*, die Stegosaurier-Funde vom Tendaguru; Palaeontographica, Supplem. Band VII, Stuttgart, 1924.
- 10 HULKE, J. W.: *Polacanthus Foxii*, an armoured Dinosaur; Philos. Trans. Roy. Soc., London, 1881.
- 11 — Supplementary Note on *Polacanthus Foxii*; Philos. Trans. Roy. Soc., London, 1887.
- 12 HUXLEY, TH.: On *Acanthopholis*, a new Reptile from the Chalk Marl; Geolog. Magazine, London, 1867.
- 13 JANENSCH, W.: Ein neu aufgestelltes Skelett des Stegosauriers *Kentrurosaurus*; Palaeontographica, Supplem. Band VII, Stuttgart, 1925.
- 14 LAMBE, L.: The cretaceous genus *Stegoceras*; Trans. Roy. Soc. Canada, Ottawa, 1918.
- 15 — Description of a new genus and species *Panoplosaurus*; Trans. Roy. Soc. Canada, Ottawa, 1920.
- 16 LULL, R. S.: The cretaceous armoured Dinosaur *Nodosaurus*; Amer. Journal of Science, 1921.
- 17 LYDEKKER, R.: On the jaw of a new carnivorous Dinosaur from the Oxford Clay; Quart. Journ. Geol. Soc. London, 1893 (*Sarcolestes*).
- 18 MATTHEW, W. D.: A Super-Dreadnought of the animal world; Natural History, New-York, 1922 (*Palaeoscincus*).
- 19 MOODIE, R. L.: An armoured Dinosaur from the Upper Cretaceous of Wyoming; Kansas University Science Bulletin, vol. V, 1910 (*Stegopelta*).
- 20 NOPCSA, FR.: Notes on British Dinosaurs, II, *Polacanthus*; Geolog. Magazine, London, 1905.
- 21 — *Omosaurus Lennieri* nov. spec., Bull. Soc. Géolog. Normandie; Le Havre, 1911.
- 22 — Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns; Jahrb. d. kön. ung. Geol. Reichsans't., Budapest, 1915 (*Struthiosaurus*).
- 23 — *Leipsanosaurus* nov. gen., ein neuer Thyreophore aus der Gosau; Földtani Közlöny, Budapest, 1918.
- 24 — Notes on British Dinosaurs, Part VI, *Acanthopholis*; Geolog. Magazine, vol. LX, London, 1923.
- 25 — Paleontological Notes on Reptiles; Geologica Hungarica, Ser. Palaeontolog., vol. I, Budapest, 1928 (*Euoplocephalus*, *Scolosaurus*).
- 26 OSBORN, H. F.: *Psittacosaurus* and *Protiguanodon*; American Museum Novitates; New-York, 1924.

- 27 OWEN, R.: A History of British fossil Reptiles; London, 1849—1884 (*Hylaeosaurus*, *Scelidosaurus*).
- 28 PARKS, W. A.: *Dyoplosaurus acutosquameus*, a new genus and species of armoured Dinosaur; University of Toronto; Geolog. series, Toronto, 1924.
- 29 ROMER, A. S.: The pelvic musculature of Ornithischian Dinosaurs; Acta zoologica, vol. VII, Stockholm, 1927.
- 30 SEELEY, H. G.: On the Dinosauria of the Cambridge Greensand; Quart. Journ. Geol. Soc., vol. XXXV, London, 1879 (*Acanthopholis*).
- 31 — The Reptile Fauna of the Gosauformation; Quart. Journ. Geol. Soc., vol. XXXVIII, London, 1881 (*Struthiosaurus*—*Crataeomus*—*Rhadinosaurus*—*Pleuropeltus*).
- 32 STERNBERG, C. M.: A supplementary study of *Panoplosaurus mirus*; Transact. Roy. Soc. Canada, 1921.
- 33 — Integument of *Chasmosaurus Belli*; Canad. Field Naturalist, vol. XXXIX, Ottawa, 1925.
- 34 — A new armoured Dinosaur from the Edmonton; Transact. Roy. Soc. Canada, vol. XXII, Ottawa, 1928 (*Edmontonia*).
- 35 TAIT, J. & BARNUM BROWN: How the *Ceratopsia* carried and used their head; Transact. Roy. Soc. Canada; Ottawa, 1928.
- 36 WIELAND, G. R.: A new armoured Saurian from the Niobrara; Amer. Journal of Science, 1909 (*Hierosaurus*).
- 37 — Notes on the armoured Dinosaurs; Amer. Journal of Science, 1911 (*Hierosaurus*).

## II. Beschreibung der neuen Reste.

### 1. Schädel.

Vom Schädel ist der ganze Hirnschädel mit der rechtseitigen Umrandung der Augenhöhle und den proximalen (oberen) Enden beider Quadrata erhalten, ferner liegen sich gegenseitig ergänzende Stücke beider Jochbögen vor, die zusammen ein annehmbares Bild des Jochbogens geben, endlich sind auch isoliert die unteren Enden beider Quadrata gefunden worden. Das Lacrymale und alle weiter vorne liegenden Teile des Gesichtsschädels fehlen, ebenso fehlen auch der Unterkiefer und alle Zähne.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, ist der Bau des Schädels fast genau derselbe, wie bei *Struthiosaurus austriacus* aus der Gosau; es genügt daher dieser allgemeine Hinweis und deshalb werden weitere Vergleiche nur bei jenen Punkten nötig, bei denen sich Unterschiede zeigen.

Um ein besseres Bild des Gesamteindrucks des Schädels zu bekommen, wurde die obere und rückwärtige Umgrenzung der Augenhöhle, die rechts vorhanden ist, links aus Gips ergänzt, desgleichen wurde versucht, die beiden ergänzten Jugalia an die zwischen der Augenhöhle und der seitlichen Schläfengrube absteigende Knochenbrücke anzufügen und schliesslich wurden auch die isolierten unteren Enden der Quadrata, leider allerdings verkehrt, mit dem oberen Ende dieser Knochen verbunden. Namentlich letzteres ist bei der Betrachtung der Abbildungen zu berücksichtigen, doch war ein neuerliches Ablösen dieser beiden Stücke wegen ihrer Gebrechlichkeit nicht mehr ratsam. Bei der Beschreibung der Quadrata wird übrigens auf diesen Punkt noch ausführlich zurückgegriffen werden. Die Gesamtlänge der Quadrata ist ebenfalls durchaus hypothetisch, sie dürfte in der Wirklichkeit etwas kürzer gewesen sein als am rekonstruierten Schädel. Ihre Länge kann annähernd aus der Lage des gegen das Quadrato-Jugale ziehenden Teiles des Jugale erschlossen werden.

Infolge seines gewölbten Hirnteiles und seiner, etwa wie bei den Eulen, ausladenden oberen Umrandung der Augen (Taf. I, Fig. 3), infolge seines gegen unten schauenden Hinterhauptloches und durch seinen senkrechten Condylus erinnert der *Struthiosaurus*-Schädel äusserlich sehr an den Schädel eines Vogels. Sehr bedeutende Unterschiede sind in der schwachen Entwicklung der Hirnkapsel, in dem Baue der Schädelbasis, in der Form der Quadrata und dem Auftreten einer die Augenöffnungen und die Schläfenöffnungen vollkommen trennenden Knochenbrücke gegeben.



Die Schädelbasis zeigt durch ihren dreieckigen, gegen vorne spitz zulaufenden Umriss einen bei Dinosauriern recht ungewöhnlichen Typus. Dies geht namentlich aus der schon von BUNZEL gegebenen Abbildung von *Struthiosaurus austriacus* hervor, zeigt sich aber auch recht gut an dem neuen, von Szentpéterfalva stammenden Stücke. Die einzigen Dinosaurier, bei denen etwas halbwegs ähnliches angetroffen wird, sind *Hypsilophodon* und *Thecodontosaurus*. Allerdings ist die Ähnlichkeit sogar mit diesen beiden Formen nur eine beschränkte, immerhin ist sie aber grösser als mit allen anderen Formen. Da nun schon vor Jahren darauf hingewiesen werden konnte, dass die Schädelbasis von *Rhabdodon* und von *Camptosaurus Prestwichi* einen Übergang von der dreieckigen, breiten Schädelbasis von *Hypsilophodon* zu jener von *Orthomerus* darstellt und sich eine nicht unerheblich an *Rhabdodon* erinnernde Schädelbasis auch bei *Plataeosaurus*, also einer Form findet, die als spezialisierterer Nachkomme von *Thecodontosaurus* aufzufassen ist, muss diesem dreieckigen Umriss der Schädelbasis von *Struthiosaurus* ein sehr erheblicher phylogenetischer Wert zugeschrieben werden.

Leider ist der Hinterhauptcondylus beim neuen Stück abgebrochen gewesen, da aber glücklicher Weise seine Lage bei *Struthiosaurus austriacus* bekannt ist, konnte er, ohne einen grösseren Irrtum zu riskieren, durch eine Gipsbrücke mit dem übrigen Basioccipitale in zufriedenstellender Weise verbunden werden.

Im Gegensatz zu den meisten anderen Dinosauriern ist der Hinterhauptcondylus (Taf. I, Fig. 1) nicht sessil, sondern durch einen ziemlich langen und sehr deutlich abgeschnürten Hals vom übrigen Basioccipitale getrennt. So etwas kommt zwar bei Vögeln (*Apteryx*) vor, ist aber Dinosauriern fremd. Der Hals des Condylus ist zur Längsachse des Basioccipitale rechtwinkelig orientiert, der Condylus selbst ist ausgesprochen kugelförmig gestaltet; er zeigt also ausgesprochen eine Form, die unter den Dinosauriern nur bei den Ceratopsiden vorkommt, bei diesen schaut aber der Condylus nicht gegen unten, sondern gegen hinten.

Am ehesten erinnert die kugelförmige Gestalt noch an den Gelenkkopf von *Hypsilophodon* und zum Teil an *Thecodontosaurus*, doch ist er bei letzterem stärker gegen hinten gerichtet, weniger kugelförmig geformt und auch nicht gestielt (Taf. I, Fig. 3).

Eine ziemlich bedeutende Ähnlichkeit zeigt sich, soweit dies aus der Beschreibung hervorgeht, zwischen dem Condylus von *Struthiosaurus* und dem von *Tröodon*, denn obzwar GILMORE den des letzteren als schwach nierenförmig bezeichnet, hebt er doch ausserdem nachdrücklich hervor, dass der Condylus senkrecht zur Schädelachse orientiert sei und die Gelenkfläche weit gegen vorne greife. GILMORE deutet dies vollkommen richtig so, dass der Schädel in der Ruhestellung rechtwinkelig zu der Halswirbelsäule getragen wurde und dies war jedenfalls auch bei *Struthiosaurus* der Fall. Während aber GILMORE für *Tröodon* nur eine starke dorsoventrale Bewegungsmöglichkeit des Schädels annimmt, war sie bei *Struthiosaurus* eine allseitige. Unser Dinosaurier rivalisierte darin mit den meisten Vögeln.

Der vor dem Condylus liegende Teil des Basioccipitale ist am Szentpéterfalvaer Stück beschädigt, am Wiener Stück ist er aber gut erhalten und der Länge nach flach, transversal aber konkav. Seitlich wird dieser Teil von gerundeten, gegen vorne konvergierenden Wülsten begrenzt, die halbwegs zwischen dem Condylus und der Ansatzstelle der Pterygoidea eine kleine Verdickung zeigen. Diese Verdickung entspricht jedenfalls den Tubera basioccipitalia, sie bezeichnet daher ungefähr die Grenze von Basisphenoid und Basioccipitale und zeigt, dass der Musc. rectus capitis anticus schwach war (Taf. I, Fig. 3).

Wahrscheinlich wird sich zeigen, dass bei den mit einem einheitlichen, unter dem Foramen magnum liegenden Condylus ausgestatteten Reptilien zwischen der gegenseitigen Lage der Schädelachse, der Achse des Condylus und den ersten Halswirbeln einerseits und zwischen der Entwicklung der Tubera basioccipitalia andererseits insofern eine Korrelation besteht, als, ceteris paribus, der *Musc. rect. cap. anticus* bei jenen Formen, bei denen die Condylus—Halswirbelachse in der geraden Verlängerung der Schädelachse liegt, nur dann gut an dem Occipital—Cervicalgelenk vorbeiziehen und daher gut funktionieren kann, wenn er an unter diese Achse herabreichenden Fortsätzen inseriert. Vielleicht ergibt sich ein andermal die Gelegenheit darauf zurückzukommen, wie weit dies alles bei verschiedenen Reptilien mit der biologisch bedingten, ventralen Flexion oder Versteifung des Halses zusammenhängt.

Etwas vor einer die beiden Verdickungen verbindenden, transversal gezogenen Linie wird das Basisphenoid flach, verschmälert sich aber ununterbrochen gegen vorne. Die flache Region des Basisphenoidale ist am Szentpéterfalvaer Stück von grobfaseriger Struktur. Die Fasern haben einen unregelmässigen, im allgemeinen gegen rückwärts gerichteten Verlauf und stossen häufig in einem spitzen Winkel aneinander.

Die gegen oben gerichteten, an die lateralen Wülste angrenzenden Flanken des Basioccipitale und Basisphenoidale konvergieren etwas gegen oben und so ergibt sich denn, dass von der Basis der Regio olfactoria bis zu jener Stelle, wo sich die Pterygoidea auf das Basisphenoid legen, die Knochen der Schädelbasis den Querschnitt eines Keiles zeigen, dessen Schneide gegen oben gerichtet ist. Dieser Keil tritt ganz besonders deshalb stark hervor, weil die Achse des Hirns und die der Schädelbasis gegen vorne divergieren (Taf. I, Fig. 1).

Von den Pterygoidea ist der sich auf das Basisphenoidale auflegende Teil erhalten. Es ist dies je ein unten horizontaler, in derselben Ebene, wie das Basisphenoidale, liegender Knochen, der in der Mittellinie des Schädels mit seinem Gegenüber in innige Berührung tritt. In der Vorderansicht zeigt jedes Pterygoideum einen schräg emporziehenden Teil, der sich auf die Aussenfläche des Basisphenoids oder des Praesphenoids auflegt.

Der horizontale untere und der schräg emporziehende äussere Teil bilden zusammen gegen rückwärts einen sehr verdünnten, horizontal liegenden Fortsatz, der gegen aussen und hinten gerichtet ist. Offenbar trat dieser Fortsatz des Pterygoids so, wie bei *Tröodon*, mit dem distalen unteren Ende des Quadratus in Verbindung. Hierdurch wurde eine, in diesem Falle allerdings in der Ebene der Schädelbasis liegende, grosse Öffnung umrahmt, an deren Begrenzung Exoccipitale, Basioccipitale, Basisphenoidale, Pterygoid und Quadratum beteiligt waren (Taf. I, Fig. 3).

Leider sind die oben auf das Basioccipitale und Basisphenoidale folgenden, lateralen Elemente der Schädelwand bei dem neuen siebenbürgischen Rest stark zerbrochen, die sie trennenden Nähte lassen sich nicht erkennen und sogar die Foramina, durch welche die Nerven aus der Hirnhöhle treten, sind nur teilweise identifizierbar. Die einzige Öffnung, die man ohne weiteres sicher identifizieren kann, ist der Verlauf der Carotis, die an den beiden Flanken des Basisphenoids eine Strecke weit als tiefe Furche einherzieht.

Am Wiener Stück erkennt man und zwar viel klarer, als dies aus SEELEY's Abbildung hervorgeht, eine Reihe von Öffnungen.

Knapp oberhalb des Condylus-Halses ist eine kleine Öffnung sichtbar, die wohl dem XII Nerv den Durchtritt gewährte, darüber liegt und zwar noch immer sehr tief unten, eine weitere grosse Öffnung,



die wohl dem Vagus-Austritt entspricht und oberhalb dieser Stelle ist eine weitere, recht grosse Öffnung, die Fenestra ovalis sichtbar. Vor dieser Öffnung und zwischen ihr und dem Eindrucke der Carotis treten noch zwei weitere grössere Öffnungen auf, sie müssen dem VII und III Nervenpaare zum Durchtritte gedient haben. Diese Identifikation ermöglicht es, am Wiener Stück das Fehlen des Prooticums zu konstatieren; am Siebenbürger Stück sind zwar nun sowohl Prooticum als auch Orbitosphenoid erhalten, aber beide stark zertrümmert.

Ebenso wenig, wie die lateralen Elemente des Schädels, lassen sich an dem Szentpéterfalvaer Stück die rückwärtigen Schädelemente vom Basioccipitale trennen. Lateral und rückwärts gehen die Seitenteile des Basioccipitale unmerkbar in die Exoccipitalia über, ja es lässt sich bei letzteren nicht einmal erkennen, ob sie einen Anteil an der Bildung des Condylus haben.

Jedenfalls wird das kreisrunde Foramen magnum lateral von den Exoccipitalia begrenzt, des Weiteren will es mir aber wahrscheinlich erscheinen, dass diese Knochen es auch oben begrenzten.

Ähnlich wie bei *Struthiosaurus austriacus*, finden sich auch bei dem neuen Siebenbürger Reste zwei ausgesprochene Verdickungen oberhalb des Foramen magnum, die sich unten allmählich gegen die lateral vom Foramen magnum aufsteigenden Äste der Exoccipitalia verflachen, oberhalb dieses Foramens aber einen gegen hinten offenen Winkel umfassen (Taf. I, Fig. 2, 3). Diese Wülste werden höchstwahrscheinlich in ihrer Gänze von den Exoccipitalia gebildet, die das Supraoccipitale von der rückwärtigen Begrenzung des Hinterhauptloches verdrängen.

In der Entwicklung der von den Exoccipitalia gebildeten Wülste lässt sich zwischen *Struthiosaurus austriacus* und dem neu gefundenen Stück ein wesentlicher Unterschied bemerken.

Beim Wiener Stück sind die Wülste auffallend lang und schmal, so dass ihre Dicke ihre Länge nicht übertrifft, ferner fliessen beide Wülste dort, wo sie oberhalb des Foramen magnum in einem Winkel aneinander stossen, vollkommen zusammen; beim neuen Stücke sind diese Wülste viel breiter, das heisst höher als lang, ausserdem sind namentlich ihre lateralen Enden viel stärker aufgetrieben als beim Wiener Stück und deshalb bleibt infolge ihrer lateralen Auftreibung zwischen ihnen in der Mittellinie des Schädels eine Furche übrig. Das Volumen der Knochenverdickung oberhalb und seitlich des Foramen magnum beträgt jederseits mehr als einen Kubikzentimeter, was bei der Kleinheit des Schädels und der Lokalisierung der Auftreibung ganz entschieden viel ist.

Exoccipitalia, Paroccipitalia und Squamosa sind rückwärts zu einer einheitlichen Knochenmasse verschmolzen (Taf. I, Fig. 3). Die untere Fläche dieser Knochenmasse ist mit der Fläche des Basisphenoids parallel gelegen, seitlich der Auftreibungen der Exoccipitalia geht sie durch eine allmähliche Rundung zuerst ziemlich rapid in die hintere Fläche des Schädels über und durch eine weitere allmähliche Rundung verbindet sie sich mit der Oberfläche des Schädels. Gegen aussen verdünnt sich der aus Exoccipitale, Paroccipitale und Squamosum gebildete Fortsatz und knapp vor seinem Ende krümmt er sich hackenförmig vorwärts (Taf. I, Fig. 4). An die vordere und obere Fläche dieses Hackens legt sich das obere Ende des Quadratum; die Beschreibung des Quadratum wird aber erst gegeben werden, wenn das Jugale besprochen wurde.

Oberhalb der zwischen den exoccipitalen Auftreibungen liegenden Vertiefung ist ein Knoten bemerkbar, der vielleicht dem Supraoccipitale entspricht (Taf. I, Fig. 3) und darüber folgt dann das Parietale.

Wie an dem besser erhaltenen *Struthiosaurus austriacus* erkennbar, hat das Parietale den Umriss eines vorne zugespitzten, symmetrischen Siebeneckes mit breiter, rückwärts gelegener Basis.



Die obere Schläfenöffnung ist vollkommen geschlossen (Taf. I, Fig 2), lateral grenzt das Parietale daher an das Squamosum, weiter vorne dann offenbar auf eine kurze Strecke etwas an das Postfrontale und vorne, in einer in der Mitte vorspringenden Naht an die vereinigten Frontalia.

Im Bezug auf seine oberen Schläfenöffnungen verhält sich *Struthiosaurus* zu *Tröodon*, wie das von *Phrynosoma* nur schwer abtrennbare Genus *Anota* zu *Phrynosoma*.<sup>1</sup> Bei *Phrynosoma douglassi* sind die oberen Schläfenöffnungen noch gross, bei *Phrynosoma blainvillei* ähnlich, wie bei *Tröodon*, verkleinert, bei *Anota Maccalli* endlich, so wie bei *Struthiosaurus*, geschlossen. BRYANT hebt bei seiner Beschreibung von *Phrynosoma* ausdrücklich hervor, dass der Grad des Verschlusses der Schläfenöffnungen nicht einfach in Korrelation zur Grösse der Schädelstacheln stehe.

In der Mitte ist das Parietale, ähnlich, wie bei *Struthiosaurus austriacus*, aufgetrieben und verdickt (Taf. I, Fig. 4), doch ist dies beim neuen Stück viel markanter als beim alten. Die Oberfläche ist nicht, wie beim Squamosum, grobfaserig skulpiert, sie zeigt vielmehr zahlreiche, kleine Gruben.

Ein recht erheblicher Unterschied zeigt sich zwischen beiden Stücken von *Struthiosaurus* dort, wo das Parietale rückwärts an das Supraoccipitale und seitlich an die Paroccipitalia anstösst.

Das Wiener Exemplar zeigt in dieser Region mehrere parallele Furchen, die das Parietale überqueren, am neuen Stücke zeigt sich hinter der medianen Aufwölbung des Parietale, also etwa in der Region der Lamboidleiste von *Dromaeus*, eine etwas konkave, rauhere Fläche, die in drei Felder zerfällt und von gegen rückwärts ziehenden Streifen (Ansatzstellen von Muskeln) durchzogen wird. An das mittlere dieser Felder schliesst sich hinten und unten ein kurzer, dreieckiger, kleiner, freistehender Knochenspan an (Taf. I, Fig. 2), der, eine Schuppe bildend, den als Supraoccipitale gedeuteten Knoten teilweise überdeckt. Man kann diesen Vorsprung mit der *Protuberantia occipitis externa* der menschlichen Anatomie vergleichen.

Da wir, in Anbetracht des vogelartigen Hinterhauptgelenkes und der vogelartigen Form des oberhalb des Foramen magnum gelegenen Schädelteiles, eine ähnliche Hals- und Schädelmuskulatur erwarten können, wie bei den Vögeln, kann man annehmen, dass die beiden lateralen Felder dem *Musc. longissimus capitis* zum Ansatz dienten, der Schädelstrecker und Schädelwender ist und das mittlere Feld die Ansatzstelle des *Musc. spinalis capitis* (Taf. I, Fig. 2) darstellt. Unterhalb und seitlich der hervorragenden Knochenschuppe und oberhalb der exoccipitalen Wülste werden wir die Ansatzstellen des *Musc. suboccipitalis* suchen (Taf. I, Fig. 3). Die beste Kontrolle dafür, ob diese Annahme richtig ist, wird sich aus dem Studium der Halswirbel ergeben, denn die Annahme einer etwas vogelartigen Muskulatur des Hinterhauptes verlangt, dass auch die kaudalen Ansatzstellen der am Hinterhaupt inserierenden Muskeln wenigstens etwas vogelartig gebaut seien.

Leider lässt sich über das Frontale von *Struthiosaurus* nur wenig sagen, immerhin scheint es, als ob es an der zentralen Aufwölbung des Schädeldaches ebenfalls beteiligt wäre. Dass es an unserem Reste zweifellos vorliegt, lässt sich daraus folgern, dass vom dem Schädeldache nicht nur die die Regio olfactoria bedeckende Knochendecke, sondern auch noch erheblich weiter vorne gelegene Teile erhalten sind. Dieser vor der Regio olfactoria cerebri gelegene Teil ist im Gegensatze zu dem rückwärts gelegenen Frontale auffallend dünn und umfasst wohl wenigstens einen Teil der Nasalia.

<sup>1</sup> BRYANT, H. C.: The horned Lizards of California and Nevada; University of California Publications, Zoology, vol. IX, Berkeley, 1911.

Unter allen bisher bekannt gewordenen Dinosauriern sind *Tröodon* und *Edmontonia* die einzigen, die eine halbwegs mit *Struthiosaurus* vergleichbare Auftreibung der fronto-parietalen Schädelregion zeigen.

Die Orbita von *Struthiosaurus* werden oben und rückwärts, so wie bei *Tröodon*, von einem zusammenhängenden, dicken Knochendache überwölbt, das, offenbar wie bei *Tröodon*, Praefrontale, Supraorbitale, Postfrontale und Postorbitale umfasst und sich lückenlos an das Frontale, das Parietale und an das Squamosum anschliesst (Taf. I, Fig. 4).

Von der Gegend, in der man die zwischen dem Postfrontale und dem Squamosum verlaufende Naht erwarten könnte, zieht eine ausgesprochene Depression schräge gegen vorne und gegen das Praefrontale. Durch sie wird der den Hirnraum umfassende Teil des Schädeldaches scharf gegen jenen abgegrenzt, der die Augenhöhle schützt. Aus dieser Dreiteilung des Schädeldaches ergibt sich für den zentralen Teil eine oberflächliche Ähnlichkeit mit *Dromaeus*.

Das Praefrontale ist oben etwas eingedrückt und zeigt auf der Oberseite, so wie das von SEELEY unter dem Namen *Pleuropeltus* beschriebene Praefrontale vom *Struthiosaurus austriacus*, die undeutlichen Eindrücke einiger dermalen Schilder. Auf der Unterseite zeigt es so, wie bei «*Pleuropeltus*», eine wohl ausgeprägte Leiste, an der im Siebenbürger Stück einige Knochenfragmente liegen (Taf. I, Fig. 1). Diese Fragmente sind offenbar schon Reste eines *Dromaeus*-artig geformten Aliethmoids, das in diesem Falle auffallend weit seitlich herausrat und den ganzen Vorderrand der Orbita gegen die Nasenhöhle gut abgrenzte. Die Fragmente liegen zu hoch oben, um für Bruchstücke der Lacrymalia gehalten werden zu können. Bei *Tröodon* fand LAMBE an derselben Stelle ebenfalls ein Fragment, das er, in Ermangelung eines besseren, «Parasphenoid» nannte.

So wie das Praefrontale, ist auch das Postfrontale von *Struthiosaurus* ein stark entwickelter Knochen (Taf. I, Fig. 4). Sein ober der Orbita befindlicher Teil, an dessen Aufbau sich vielleicht, wie bei mehreren Ornithopoden, z. B. *Iguanodon* und bei *Struthio* Supraorbitalia beteiligen, ist kugelschalenförmig entwickelt (Taf. I, Fig. 1) und an diesen grossen, oberen Teil schliesst sich rückwärts ein absteigender Ast an, der ungefähr dreieckigen Querschnitt aufweist. Er verjüngt sich allmählich gegen unten und verbindet sich schliesslich mit dem Jugale (Taf. I, Fig. 4). Da die innere vordere Fläche des absteigenden Astes schwach konkav, die äussere ausgesprochen konkav und die innere, rückwärtige flach sind, zeigen die Kanten des im Querschnitte sichtbar werdenden Dreieckes recht verschiedene Form. Die vordere Kante, welche die rückwärtige Begrenzung der Augenhöhle bildet, ist mässig scharf, die rückwärtige Kante, welche die vordere Begrenzung der unteren Schläfenöffnung bildet, ist stumpf, die dritte, gegen innen gewendete Kante scharf. Diese dritte innere Kante zieht, wie dies namentlich aus LAMBE's Abbildung vom *Stegoceras* (= *Tröodon*) hervorgeht, so wie bei *Tröodon*, als mächtige Strebe gegen jene Stelle des Schädeldaches, an der man die fronto-parietale Naht erwarten kann. Eine ganz gleiche Strebe zeigt sich auch an dem grossen, absteigenden, postfrontalen Fortsatz bei *Dromaeus*, bei dem der Fortsatz selbst allerdings kürzer ist als bei *Casuaris*. Zwischen dieser Strebe und dem weiter hinten gegen das Exoccipitale ziehenden Teile des Squamosums entsteht bei *Struthiosaurus* auf der Unterseite des Schädeldaches eine auffallend tiefe, kleine Grube, welche der aussen vollkommen überdeckten, oberen Schläfenöffnung entspricht. *Tröodon* zeigt dieselbe Grube, doch hat er an dieser Stelle noch eine Öffnung.



Das Jugale (Taf. I, Fig. 4) ist, soweit sich an dem von ihm erhaltenen spärlichen Reste feststellen lässt, ein linguo=labial abgeflachter, dreiarmer Knoch, der in seiner Gesamtheit auf der Aussen=seite konvex, auf der Innenseite aber konkav ist. Der aufsteigende Ast hat, dem absteigenden Aste des Postfrontale entsprechend, unregelmässig dreikantigen Querschnitt, ein anderer Ast ist flach und vertikal abgeschnitten, der dritte ist verdickt und von unten und hinten gegen oben und vorne schräge abgeschnitten. An das spitzere, obere Ende dieses Astes fügte sich, soweit am Reste zu erkennen ist, ein langer, dünner Fortsatz an, der offenbar, wie bei *Edmontonia*, dem vorderen verdünnten Teile des Jugale entsprach. Der hintere, abgeflachte Teil des Jugale verband sich wohl mit dem Quadratojugale und durch dessen Vermittlung mit dem Quadratum.

Da beim Siebenbürger *Struthiosaurus* von den beiden Quadrata der mittlere Teil fehlt, konnte deren Länge nur erschlossen werden und da nun ferner noch beide distalen Enden eine ganz ungewöhnliche Gestalt zeigen, wurden deren Enden falsch montiert (Taf. I, Fig. 3). Der proximale Teil des Quadratus legt sich mit seinem etwas verdickten oberen Ende an die untere und vordere Fläche des Squamosums. Der darunter befindliche Teil zieht gegen unten und sehr stark gegen vorne, da aber der obere Teil des Quadratus nach dem Tode des Tieres durch den Druck der sich auf den Rest aufschüttenden Sedimente vom Squamosum losgelöst und diesem gegenüber verschoben wurde, ist das Quadratum schon mit seinem oberen Ende jetzt am Fossil viel stärker gegen vorne gerichtet als am lebenden Tiere. Ausschliesslich diese Verschiebung ist die Ursache, weshalb das Quadratum im jetzigen Zustande völlig mit dem Basisphenoid parallel liegt. Diese Verdrückung ist auch die Ursache, weshalb sein Kontakt mit dem Jugale und dem Pterygoid vollkommen zertrümmert wurde und sein mittlerer Teil fehlt (Taf. I, Fig. 4).

Unterhalb seiner Ansatzstelle an das Squamosum verdünnt sich das Quadratum sehr bedeutend und wird auf einen, im ganzen kaum einen Zentimeter breiten und nur wenige Millimeter dicken Knoch reduziert. Dieser Teil ist dermassen schwach, dass er kaum imstande war, den Bissdruck auf die Schädelknochen zu leiten.

Das distale Ende des Quadratus ist dicker als der mittlere Schaft, aber noch immer ein von vorne nach hinten relativ dünner, der Länge nach gerader Knoch, der vorne schwach konkav, rückwärts stärker konvex ist, dabei fast parallele Ränder hat und sich distal verdickt. Am unteren Ende erscheint er durch die Gelenkfläche des Unterkiefers gerade abgeschnitten. Die Gelenkfläche ist transversal verbreitet (Taf. I, Fig. 1) und reicht von dem einen Rande des Quadratus bis zum anderen. Sie ist also transversal breit, von vorne nach hinten aber schmal. Sie ist allenthalben gleichmässig, aber sehr schwach gewölbt und weist so auf eine sehr geringe Öffnungsfähigkeit des Mauls hin.

Die lateralen Ränder des Quadratus sind ungleich. Der eine Rand ist verdickt und mit einer bis an den Gelenkkopf hinabreichenden Naht versehen, der andere ist zugespitzt. An die Naht setzte sich ein starker, sich recht unvermittelt nach vorne krümmender Knoch an, von dem ein kleines Fragment an dem einen Quadratum erhalten ist. Mehr ist von diesem Knoch an dem viel kleineren, aber sonst ganz gleich gebauten Quadratum vorhanden, dass sich unter den von SEELEY nicht bestimmten Gosau=Dinosaurierresten vorfand. Die zugespitzte Seite des *Struthiosaurus*-Quadratus ist schwach konkav und wendet sich, einen dünnen Fortsatz bildend, ziemlich hoch oberhalb des Gelenkkopfes gleichfalls etwas vorwärts. Leider ist dieser Teil an beiden Quadraten nur unvollkommen erhalten.

Es will nicht unwahrscheinlich erscheinen, dass der dicke, jetzt als Innenseite montierte Rand



des Quadratum (Taf. I, Fig. 1 und 3) die Aussenseite ist, an die sich ein starkes Quadratojugale anschloss; zu dieser Annahme wird man besonders durch die Verhältnisse bei den, wie sich zeigen wird, mit *Struthiosaurus* verwandten Formen, nämlich *Tröodon* und *Edmontonia* bewogen, bei denen sich das kräftige Quadratojugale gleichfalls tief unten an das Quadratum ansetzt. Biologisch ist diese Auffassung der Orientierung der Quadrata deshalb von geringer Bedeutung, weil durch sie die Öffnungsfähigkeit des Mauls in keiner Weise beeinflusst wird, deskriptiv-anatomisch hat sie aber zur Folge, dass die Längsachsen der Gelenkflächen der Quadrata nicht, wie bei der jetzigen Montierung, vorwärts und einwärts gerichtet sind (vergl. Taf. I, Fig. 1), sondern rechtwinkelig zur Längsachse des Schädels zu stehen kommen.

Ein Vergleich des *Struthiosaurus*-Schädels mit jenem anderer bepanzierter Dinosaurier zeigt folgendes: Eine Vorwärtsrichtung der Quadrata ist ausser bei *Struthiosaurus* in geringem Masse noch bei den Ceratopsiden, z. B. *Centrosaurus*, *Styracosaurus* und *Arhinocerotops* bemerkbar. Stärker scheint sie schon bei dem gleichfalls bepanzten *Psittacosaurus* und *Euoplocephalus* ausgeprägt zu sein, ihr stärkstes Ausmass erreicht sie aber bei *Edmontonia* und *Tröodon*. Der Verschluss der oberen Schläfenöffnungen findet sich ausser bei *Struthiosaurus* nur bei *Euoplocephalus*, *Panoplosaurus* und *Edmontonia*. Bei *Tröodon* sind die oberen Schläfenöffnungen eben im Begriffe zu verschwinden. Die frontoparietale Aufwölbung des verdickten Schädeldaches tritt bei *Tröodon* ausgesprochen am stärksten hervor und in diesem Fall ist sie mit Exostosenbildung verbunden, bei *Struthiosaurus* ist sie schwächer und nur eine Knochenverdickung. Bei *Edmontonia* ist die frontoparietale Auftreibung eben noch bemerkbar; bei *Panoplosaurus* weicht sie einer allgemeinen Rundung und bei *Euoplocephalus* fehlt endlich sogar diese allgemeine Rundung. Bei diesem Genus ist der Schädel oben ganz flach.

Die spärliche Felderung der Hornschilder auf dem Schädeldach ist ein Zug, der sich nur bei *Panoplosaurus*, *Dyoplosaurus* und *Edmontonia* findet. Bei *Tröodon* kann man von einer Felderung nicht reden, bei *Euoplocephalus* und *Ankylosaurus* zeigen sich zahlreiche kleine Felder.

Sehr eigentümlich ist, dass sich der Gaumen bei den verschiedenen Typen sehr stark unterscheidet. Der von GILMORE beschriebene Gaumen von *Tröodon* lässt sich mit jenem von *Edmontonia* fast überhaupt nicht vergleichen, jener von *Edmontonia* erinnert in seinen Grundzügen an *Euoplocephalus*, aber ein Vergleich mit *Struthiosaurus* ist doch schwierig, obgleich vielleicht daran wesentlich nur die schlechte Erhaltung des kleinen Pterygoidrestes des letzteren Schuld ist.

Ein wesentlicher Punkt, in dem sich *Tröodon* von *Struthiosaurus* unterscheidet, liegt darin, dass bei letzterem eine postoccipitale Krause fast ebenso wenig auftritt, wie bei *Edmontonia* oder *Euoplocephalus*, bei *Tröodon* sich hingegen die Entwicklung einer starken, durch Protuberanzen verzierten Krause am Nacken einstellt und als vorspringende Leiste an den Seiten des Schädels vorne bis über die Orbita reicht. Allerdings kann die bei *Struthiosaurus* bemerkbare Dreiteilung der Schädeloberfläche als Vorstufe einer supraorbitalen, vorspringenden Leistenbildung aufgefasst werden (vergl. Taf. I, Fig. 1 dieser Arbeit und Taf. III bei GILMORE 1924).

In gewisser Hinsicht lässt sich diese Krause von *Tröodon* gut mit der bei den Ceratopsiden vorkommenden vergleichen, bei denen diese Krause, wie dies STERNBERG erst unlängst betont hat so, wie bei *Tröodon* aus den beiden gegen rückwärts verlängerten Squamosa und den Parietalia besteht.

Hält man sich ausser dieser Differenz auch noch vor Augen, dass, wie gezeigt werden wird, die Alveolarreihe von *Struthiosaurus* dieselbe Schweifung hat, wie bei *Euoplocephalus*, *Edmontonia*,

*Acanthopholis*, *Sarcolestes* und *Stegosaurus*, sie hingegen bei *Tröodon* so, wie bei den Ceratopsiden gerade verläuft, dann kann man nicht umhin zu dem Schlusse zu gelangen, dass die Schädel von *Tröodon* und *Struthiosaurus* in vielem zwar gleich gebaut sind, *Tröodon* aber in einigen Zügen eher zu den Ceratopsiden hinweist, *Struthiosaurus* hingegen zu *Panoplosaurus*.

Trachtet man diese, aus dem Baue des Schädels gewonnenen Züge am Zahnbaue zu überprüfen, so sieht man folgendes.

Die durch eine wohl entwickelte, obere Schläfenöffnung, einen wohl entwickelten Kronfortsatz und lange Pubes charakterisierten *Scelidosaurinae* (*Scelidosaurus*, *Echinodon*) haben gerade, vielzinkige Zähne. Derselbe Zahntypus aber, etwas niedriger werdend, findet sich bei *Acanthopholis* und, wie gezeigt werden wird, bei *Struthiosaurus* wieder. Ähnliche Zähne hatte auch *Stegopelta*, aber hier zeigt sich schon eine kleine Asymmetrie und noch niedriger und dabei zuweilen stärker asymmetrisch findet sich der vielzinkige Typus im geschweiften Kiefer von *Palaeoscincus*, *Dyoplosaurus* und *Edmontonia*. Von diesem ausgesprochen vielzinkigen Typus ist der *Tröodon*-Typus weniger verschieden als der geblähte Typus *Stegosaurus*—*Paranthodon*—*Kentrurosaurus*. Mit *Paranthodon Oweni* nov. gen. et spec. bezeichne ich hierbei jene südafrikanischen stegosauriden Zähne, die von OWEN<sup>1</sup> dem Pareiasaurier *Anthodon* zugeschrieben, von WATSON<sup>2</sup> aber von *Anthodon* getrennt wurden.

## 2. Ausguss der Hirnhöhle.

Der Gipsausguss der Hirnhöhle ist im Wesentlichen gut erhalten, doch ist er durch eine etwa im Gebiete des vorderen absteigenden, semizirkulären Kanales des Ohres verlaufende, gegenseitige Verschiebung des vorderen und rückwärtigen Teiles etwas deformiert, wodurch der allgemeine Umriss etwas leidet. Durch diese Deformierung wurde namentlich das Gebiet des Mittelhirns in Mitleidenschaft gezogen, ferner war die Hirnhöhle in Wahrheit etwas mehr geknickt als im jetzigen Zustand, denn der vordere Hirnabschnitt ist mit seinem oberen Teil auf den rückwärtigen aufgeschoben (Br. in Fig. 5 und 6, Taf. I). Da das Ausmass dieser Aufschiebung an der Basis des Ausgusses viel kleiner ist als oben, erkennt man, dass es sich um eine Drehbewegung der beiden Teile gegeneinander handelt. Durch Ausgleichung dieser Drehbewegung gelangt man in der Rekonstruktion des Ausgusses zu einer geknickteren Form als in der Abbildung auf Tafel I, Fig. 5, da aber der Betrag der Drehung nicht bekannt ist, wurde keine genauere Rekonstruktion versucht.

Durch seinen starken antero-posterioren Knick unterscheidet sich der Schädelausguss von *Struthiosaurus* besonders gut von jenem von *Stegosaurus* und dem aller spezialisierteren Ornithopoden, wie *Iguanodon*, *Trachodon* oder *Orthomerus*. Er erinnert etwas an den Hirnausguss der Ceratopsiden (speziell *Triceratops*) und der spezialisierteren Theropoden, wie *Tyrannosaurus*, noch mehr aber an den Hirnhöhlenausguss des primitiven Theropoden *Ceratosaurus*. Diese allgemeine Ähnlichkeit lässt sich zum Teil auch bei der Analyse der einzelnen Teile wiedererkennen, sie ist also von wesentlicher Bedeutung.

<sup>1</sup> OWEN, R.: Descriptive and illustrated Catalogue of the fossil Reptilia of South Africa; London, 1876.

<sup>2</sup> WATSON, D. M. S.: On the skull of a Pareiasaurian Reptile; Proc. Zool. Soc., London, 1914.



Am rückwärtigen, im wesentlichen dem verlängerten Mark entsprechenden Teile fällt vor allem die Konzentrierung aller Nervenausstritte auf eine an der Schädelbasis und nahe bei der Mittellinie des Schädels gelegene Stelle auf. Relativ weit rückwärts schräge übereinander ist die Austrittsstelle zweier Nerven oder Gefässe sichtbar, von denen die rückwärtige so, wie bei *Iguanodon*, höher oben gelegen ist, als die andere. Eine dieser beiden Öffnungen entspricht wohl dem Austritte des XII Nerven. Vor dieser Stelle bezeichnet eine starke Erhebung eine weitere Stelle, durch die ein oder mehrere Nerven in den Schädelknochen traten, um ihn vielleicht auf getrennten Bahnen zu verlassen. An diese Stelle verlege ich den Austritt der Nerven IX, X, XI. Vor und unterhalb dieser Stelle und mehr gegen die Medianlinie gerückt, kommt eine weitere, sehr merkwürdige Stelle, an der sich vier Austrittsstellen von Nerven oder Gefässen radial um einen noch weiter median gelegenen Höcker ordnen. Die peripherisch gelagerten Austrittsöffnungen halte ich für die Stellen, an denen die Nerven V, VI, VII die Schädelhöhle verliessen, wobei man eine Zweiteilung des V-ten Nerven an seiner Basis annehmen könnte. Allerdings ist eine genauere Identifizierung dieser Nervenausstritte so lange nicht möglich, bis nicht ein besser erhaltener Hirnhöhlenausschuss bekannt wird; immerhin verleiht aber die Konzentrierung der Nervenausstritte an eine Stelle dem *Struthiosaurus*-Ausguss ein etwas vogelartiges Aussehen. Leider konnte am Siebenbürger *Struthiosaurus* kein Ausschuss der Hypophysen-Grube gewonnen werden, das Gosau-Exemplar zeigt aber, dass die Hypophysen-Grube klein und die Sella turcica schmal war.

Oben zeigt der rückwärtige Teil des Schädelhöhlen-Ausschusses keine so auffallenden Züge, wie unten. In der Gegend des Foramen magnum ist der Ausschuss oben rund und etwas zylindrisch, gegen vorne steigt er etwas an und wird hierbei lateral komprimiert. Diese Komprimierung erfolgt deshalb, weil hier die grossen semizirkulären Kanäle in die Schädelhöhle vorragen. In erster Linie wird infolge dieser Komprimierung der Oberrand des Hirnhöhlenausschusses zugespitzt. An den lateralen, eingedrückten Flanken des Ausschusses lässt sich namentlich der Eindruck des rückwärtigen, semizirkulären Kanals erkennen, der, seine Knochenwand auftreibend, die Hirnhöhle besonders stark einengte und an sein Gegenüber noch stärker herantrat, als es bei *Anchiceratops* der Fall ist. Bei *Iguanodon* verhält sich die Sache ähnlich.

Die Cerebellum-Gegend ist infolge der Schädelverdrückung schwer rekonstruierbar, der Ausschuss ihres vordersten Teiles ist aber doch als im Verhältnisse zum rückwärts gelegenen Teil etwas verbreiteter Rücken am vorderen, gut erhaltenen Teile des Schädelausschusses erkennbar.

Das auf den vorderen Abschnitt des Hirnhöhlenausschusses fallende Cerebrum ist gut erhalten. Es fällt vor allem durch seine, für einen Dinosaurier sozusagen abnorme Grösse auf (Fig. 1 c).

Bei *Iguanodon* (Fig. 1 e), *Orthomerus* und auch *Trachodon* (Fig. 1 f) ist der dem Cerebrum zur Verfügung stehende Raum bloss eine kleine, dorsal oft schmale, höckerartige Hervorragung und nur bei *Claosaurus* nimmt die Cerebrum-Höhle einen grösseren Raum ein. Dieser Cerebrum-Abschnitt ist ferner bei den drei erstgenannten Formen nahe an den durch konische Protuberanzen charakterisierten Laterallobus herangerückt.

Unter den Ceratopsiden hat der abgebildete *Anchiceratops* (Fig. 1 d) zwar ein post mortem lateral stark verbreitetes, dabei dorso-ventral abgeplattetes Cerebrum, bei *Triceratops* ist sowohl diese Abplattung als auch die transversale Verbreitung weniger ausgesprochen, aber auch bei diesem ist das Vorderhirn relativ klein.



Bei *Tyrannosaurus* (Fig. 1 b) ist die Cerebrum-Region dermassen reduziert, dass man dieselbe vom Lobus olfactorius fast nicht trennen kann. Auch *Stegosaurus* zeigt eine vom Lobus olfactorius nur schlecht abgegrenzte Cerebrum-Region, die sehr niedrig, allerdings aber langgestreckt ist. Bei dem noch primitiveren *Kentrurosaurus* ist das Vorderhirn noch relativ gross.

Eine ganz analoge Reduktion zeigt sich übrigens auch bei den Parasuchiern, denn der terrestrische, spezialisiertere *Desmotosuchus*<sup>1</sup> zeigt ein kleineres Vorderhirn als der primitivere *Belodon*<sup>2</sup> und bei letzterem

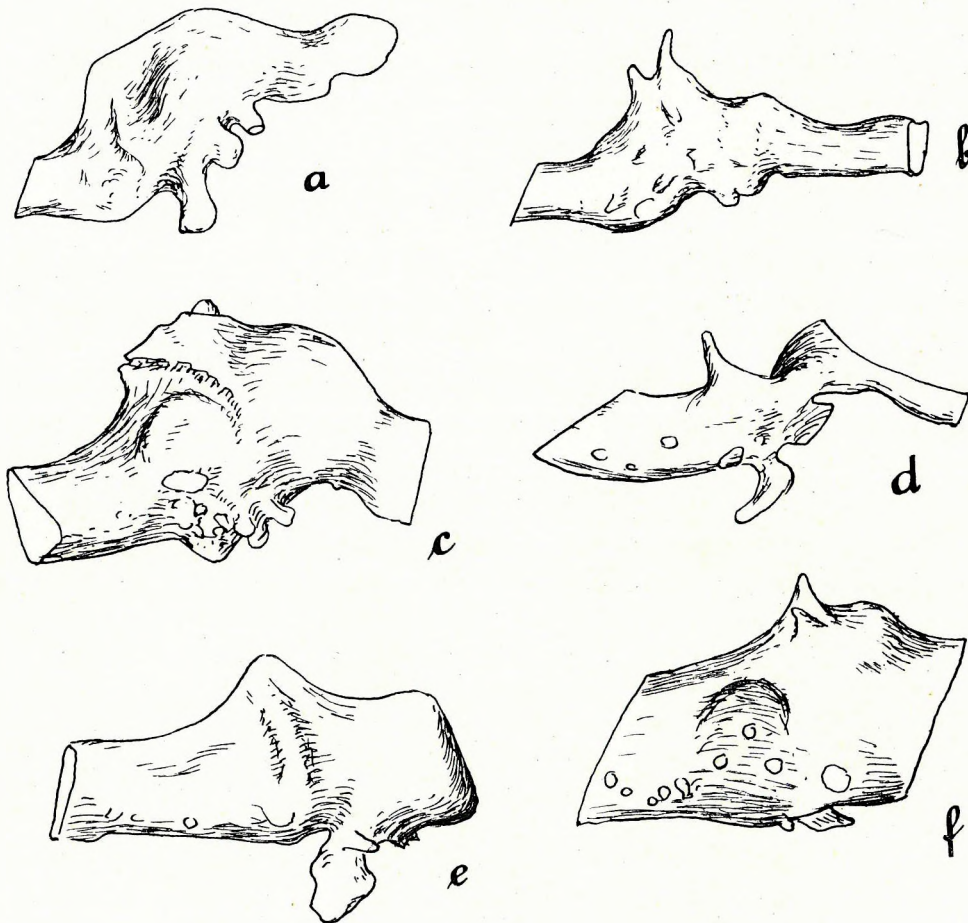


Fig. 1. Ausgüsse der Hirnhöhle verschiedener Dinosaurier.

a) *Ceratosaurus*; b) *Tyrannosaurus*; c) *Struthiosaurus*; d) *Anchiceratops*; e) *Iguanodon*; f) Trachodontide Form.

ist es trotz der im allgemeinen primitiveren Organisation ebenso gross, wie bei den Krokodilen.<sup>3</sup> Bei letzteren behielt es, wie T. EDINGER<sup>4</sup> betonte, seit dem Lias stets fast die gleiche Grösse.<sup>5</sup>

<sup>1</sup> CASE, E. C.: On the endocranial cast of a Reptile *Desmotosuchus*; Journal of Comparative Neurology, vol. XXXIII, Philadelphia, 1921.

<sup>2</sup> COPE, E. D.: A contribution to the History of the Vertebrata of the Trias of North America; Proc. Amer. Philos. Soc., Philadelphia, 1887.

<sup>3</sup> EDINGER, T.: Die fossilen Gehirne; Ergebnisse d. Anatom. u. Entwicklungsgeschichte, Vol. XXVIII, Berlin, 1929. (Hier auch ein ausführliches Literaturverzeichnis von 250 Nummern über fossile Hirnhöhlengüsse behandelnde Arbeiten.)

<sup>4</sup> EDINGER, T.: Loc. cit., Berlin, 1929.

<sup>5</sup> EDINGER, T.: Loc. cit., Berlin, 1929.

Vergleicht man mit diesen, sozusagen an einem Schwunde des Cerebrums leidenden Formen den Hirnhöhlenaussguss des relativ primitiven Theropoden *Ceratosaurus* (Fig. 1a), so fällt er durch die schöne, gleichmässige Wölbung der Cerebrum-Region auf. Noch mehr als bei *Ceratosaurus*, tritt die Grösse des den grössten Teil des Schädelraumes einnehmenden Cerebrums bei *Struthiosaurus* hervor. Auch von den bei *Tyrannosaurus*, *Anchiceratops* und zum Teil bei *Trachodon* vorkommenden kegelförmigen Vorsprüngen der Dura Mater findet sich bei *Struthiosaurus* keine Spur, wohl findet sich aber bei *Struthiosaurus* dort, wo das Cerebrum gegen rückwärts an das Cerebellum angrenzt, ein transversal gestellter, median gelegener, stumpfer, kleiner Knoten (Taf. I, Fig. 6), den ich für den Rest einer Epiphyse halten möchte. Vor dem Epiphysenknotchen findet sich median auf der Oberseite des Cerebrums eine gegen vorne verlaufende längliche, flach konkave Rinne oder Ausnehmung, welche die Trennungslinie beider Grosshirnhemisphären andeutet. Das Vorkommen dieser Rinne kann als Anzeichen aufgefasst werden, dass das Grosshirn den Schädelraum relativ gut erfüllte.

Wegen der auffallenden Grösse des Cerebrums ist es gegen den Lobus olfactorius durch eine Einschnürung scharf abgegrenzt. Oben und an seinen Seiten ist der sich gegen vorne rasch verdickende Lobus olfactorius gerundet, an seiner Basis zeigt er nahe bei seinem Ursprung eine leichte Zweiteilung.

In allen jenen Punkten, durch die sich der Ausguss der Schädelhöhle von *Struthiosaurus* von dem der übrigen Dinosaurier entfernt, erinnert er an den Schädelhöhlenaussguss eines Krokodils, allerdings fehlt dem letzteren die für *Struthiosaurus* charakteristische Knickung.

Der Vergleich des Hirnhöhlenaussgusses von *Struthiosaurus* mit dem der übrigen Dinosaurier ist deshalb wichtig, weil er auf eine, sich im Laufe der Evolution dieser Tiere allmählich einstellende Verkleinerung des dem vordersten Teile des Zentralnervensystems zur Verfügung stehenden Raumes und daher wohl auch auf eine Verkleinerung des Grosshirns hinweist. Diese Verkleinerung wird dazu noch von einer allgemeinen Abnahme der Grösse des ganzen Zentralnervensystems begleitet.

Die Konstatierung dieser Tatsache ist deshalb wichtig, weil sie scheinbar isoliert dasteht. Bekanntermassen ist im allgemeinen bei den Säugetieren eine Zunahme der Cerebration zu finden, auf die erst unlängst wieder ECONOMO<sup>1</sup> hinwies<sup>1</sup> und über die wir demnächst aus seiner Feder weitere wichtige Aufschlüsse erwarten dürfen.

Eine ähnliche Zunahme des Grosshirns, wie bei den Säugetieren, findet sich auch bei den Vögeln und es genügt diesbezüglich auf das noch recht reptilienartige Hirn von *Archaeopteryx*, auf das schon bedeutend grössere Hirn von *Hesperornis* und *Ichthyornis* und das wieder viel grössere Hirn der rezenten Vögel zu verweisen. Speziell dann, wenn *Hesperornis* direkt zu den *Colymbiformes* gehören würde, wäre diese Grössenzunahme in derselben systematischen Einheit sehr auffallend.

Ein drittesmal scheint sich eine gleiche Grössenzunahme des Grosshirns bei den Pterosauriern einzustellen, denn darauf kann aus einem Vergleiche des Hirns von *Scaphognathus*, *Rhamphorhynchus* und *Pteranodon* gefolgert werden. T. EDINGER<sup>2</sup> betonte, dass die Vogelähnlichkeit, die schliesslich vom *Pteranodon*-Hirn erreicht wird, auf die mit den Vögeln übereinstimmende Lebensweise von *Pteranodon* zurückgeführt werden müsse.

<sup>1</sup> ECONOMO, C. v.: Die progressive Cerebration, Wiener Medizin. Wochenschrift, Wien, 1928.

<sup>2</sup> EDINGER, T.: Das Gehirn der Pterosaurier; Zeitschr. f. Anatom. u. Entwicklungsgeschichte, vol. LXXXIII, Berlin, 1927.



Das Gegenteil von dem bisher vorgebrachten lässt sich bei den rezenten Reptilien nachweisen. L. EDINGER<sup>1</sup> betonte schon im Jahre 1896, dass unter den jetzigen Reptilien nicht die höher organisierten Lacertilier oder Krokodilier, sondern die in Bezug auf Gesamtorganisation sehr tief stehenden Schildkröten das vogelähnlichste Grosshirn haben. Diese Ähnlichkeit zeigt sich durch die weitreichende Verbindung des Corpus striatum und Corpus epistriatum mit der Rinde. Auch T. EDINGER<sup>2</sup> betonte in einer sehr schönen Arbeit, dass sich bei den Reptilien eine Zunahme des Hirns im Laufe der Stammesgeschichte nicht nachweisen lasse. Im Anschluss an diese merkwürdige Tatsache ist des Weiteren darauf hinzuweisen, dass unter den Amphibien wieder nicht die am höchsten organisierten Frösche oder die normalen Urodelen, sondern die noch primitiven<sup>3</sup> Gymnophionen die grössten Grosshirnhemisphären haben. Bei den normalen Urodelen ist das Mittel- und Zwischenhirn im Verhältnisse zum Grosshirn schon relativ breit, bei den Fröschen ist dieser Teil und nicht das Grosshirn der breiteste Teil des Gehirns.

Noch auffallender wird dieser als Decerebration bezeichnbare Prozess, wenn man auch die Fische heranzieht. Bei den jüngsten und in Bezug auf Knochensystem am weitesten fortgeschrittenen Formen, nämlich den Teleostiern ist das Grosshirn fast ganz reduziert und durch andere Teile ersetzt, bei den Ganoiden und bei den Dipnoern ist, trotz der geringen allgemeinen Grösse des Hirns, das Grosshirn weniger oder gar nicht reduziert, ja sogar bei einem, von MOODIE<sup>4</sup> aus dem Karbon beschriebenen, alten Fisch (*Rhadinichthys*) erreicht es eine ganz normale Grösse. Leider ist allerdings bei allen Ausgüssen die Bestimmung des Verhältnisses von Pallium und Striatum nicht möglich.

Diese kursorische Übersicht zeigt, dass unter den Wirbeltieren sich zwei, in Bezug auf Grosshirnentwicklung diametral entgegengesetzte Gruppen unterscheiden lassen. Die eine Gruppe umfasst die homoiothermen Säugetiere, die gleichfalls homoiothermen Vögel und die, allerdings bloss in einem warmen Klima ebenfalls homoiothermen Pterosaurier, die andere die poikilothermen Reptilien und die ebenso beschaffenen Amphibien und Fische. Für die Homoiothermie der Pterosaurier lässt sich u. a. ihre Fähigkeit einer lange andauernden Energieentwicklung anführen, gegen die Homoiothermie der Dinosaurier spricht die bei ihnen oft in keinem Verhältnisse zum Körpervolumen stehende, grosse Entwicklung ihrer Körperoberfläche.

Dieses Zusammenfallen von Homoiothermie und Grosshirn-Entwicklung lässt an einen Kausalnexus denken. Da nun zwar das ganze Hirn auf jeden Sauerstoffmangel stark reagiert, dies aber, wie mir ECONOMO mitteilte, ganz besonders für das Grosshirn gilt, da ferner die bessere Entwicklung der Lungen der homoiothermen Tiere eine bessere Sauerstoffzufuhr ermöglicht und die bessere Sauerstoffzufuhr auch durch die vollkommene Trennung des venösen und arteriellen Blutes der homoiothermen Tiere gefördert wird, so sieht man, wie verschiedene Faktoren bei der Entwicklung der höheren Intelligenz der homoiothermen Tiere zusammenwirken. Diese höhere Intelligenz und die durch die bessere Sauerstoffzufuhr ermöglichte konstantere Energieentwicklung wirkt nun wieder ihrerseits auf die Mobilität des Tieres und so gelangt man schliesslich zu einem, für die Entwicklung allerdings günstigen «circulus vitiosus». Ein

<sup>1</sup> EDINGER, L.: Untersuchungen über die vergl. Anatom. d. Gehirnes (Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien); Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges., Frankfurt a/M., 1896.

<sup>2</sup> EDINGER, T.: Loc. cit., Berlin, 1929.

<sup>3</sup> SARASIN: Zur Entwicklungsgeschichte u. Anatomie der ceylonesischen Blindwühle. In: SARASIN's Ceylon, vol. II, pag. 239–249, Taf. XXII.

<sup>4</sup> MOODIE, R. L.: A new fish brain from the Coal measures; Journal of Comparative Neurology, vol. XXV, 1915.



solcher ist auch für das Verhältnis von Nahrungsaufnahme, Nahrungszerkleinerung, Nahrungsverwertung und Energieentwicklung von DÖDERLEIN<sup>1</sup> nachgewiesen worden und so gelangt man zu einer Korrelation von Verdauungsorganen (Brennstoffaufnahme), Atmungsorgan (Sauerstoffversorgung), Energieentwicklung (= Mobilität), Aufnahmefähigkeit von Sinneseindrücken und schliesslich wieder von der Mobilität abhängigen Reaktionsfähigkeit. Die letztere erleichtert in letzter Instanz wieder eine Nahrungsaufnahme usw. Da sich alle diese Faktoren zu einem Kreise schliessen, versteht es sich von selbst, weshalb sich auch bei der Veränderung nur eines einzigen Faktors alles andere im Sinne einer progressiven oder regressiven Entwicklung ändern muss und zwar trat offenbar wegen des mangelnden Wärmeschutzes der meisten poikilothermen Tiere bei letzteren fast immer die regressive Entwicklung auf.

### 3. Wirbel und Rippen.

a) **Halswirbel.** Anbetracht der vogelähnlichen Form des Hinterhauptes von *Struthiosaurus* und seines vertikal gerichteten Hinterhauptgelenkes kann es einen nicht Wunder nehmen, wenn auch der Atlas äusserst vogelähnlich gebaut ist.

Während bei zahlreichen Dinosauriern der untere Teil des Atlas in der Vorderansicht einen gegen unten konvexen und gegen oben mehr oder weniger mondsichelförmigen Umriss hat (*Ceratosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Antrodemus*, *Morosaurus*, *Iguanodon*) und eine teilweise obere Umfassung des Odontoidfortsatzes nur bei wenigen Formen (*Diplodocus*, *Kentrurosaurus*) vorkommt, ferner der untere Teil des Atlas häufig breiter als hoch und immer kürzer als breit ist, entwickelt sich der den Odontoidfortsatz umfassende, untere Teil des Atlas bei *Struthiosaurus* so, wie bei manchen Palaeognathen, zu einem scheinbaren Wirbelkörper. ST. GEORG MIVART<sup>2</sup> prägte für einen derartig entwickelten unteren Atlasteil den Ausdruck Quasi-Centrum, den ich auch im folgenden verwenden werde.

Das Quasi-Centrum ist bei *Struthiosaurus* mit den beiden, oben verschmolzenen Atlasbögen zu einem vollkommen wirbelartigen Gebilde verschmolzen.

Vorne zeigt das Quasi-Centrum (Taf. II, Fig. 1) eine halbkugelförmige, dorsal durch einen wenig tief reichenden und schmalen Schlitz etwas unterbrochene Schale, in die der Gelenkkopf des Basioccipitale hineinpasst. Wegen der starken Reduktion des dorsalen Schlitzes erinnert dieser Atlas in der Vorderansicht stark an den Atlas von *Rhea* und etwas an den Atlas von *Apteryx*. Bei *Dromaeus*, namentlich aber bei *Struthio* ist der Schlitz viel grösser und breiter, daher die vordere Gelenkfläche des Atlas weniger geschlossen, als bei *Struthiosaurus*.

Einen abnormen Atlas eines Seeadlers mit vollkommen geschlossener vorderer Gelenkpfanne bildete JAEGER<sup>3</sup> ab, doch lässt sich dieser Atlas mit jenem von *Struthiosaurus* deshalb nicht vergleichen,

<sup>1</sup> DÖDERLEIN, L.: Betrachtungen über die Nahrungsaufnahme bei Wirbeltieren; Zoologica, Heft LXXI, Stuttgart, 1921.

<sup>2</sup> ST. GEORGE MIVART: On the axial skeleton of the Ostrich; Trans. Zool. Soc., vol. VIII, London, 1874. Wegen den übrigen Angaben über die Halswirbelsäule der *Palaeognathae* vergl. ST. GEORGE MIVART: On the axial skeleton of the *Struthionidae*; Trans. Zool. Soc., vol. X, London, 1877.

<sup>3</sup> JAEGER: Das Wirbelkörpergelenk der Vögel; Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss., Vol. XXXIII, Wien, 1859.

da in diesem Falle der Verschluss durch Loslösung des Dens von dem Epistropheus und durch seine nachträgliche Verwachsung mit dem Atlas entstand, was bei *Struthiosaurus* nicht der Fall ist.

Die ventrale Fläche des Quasi-Centrums (Taf. II, Fig. 3) des *Struthiosaurus*-Atlas zeigt im Detail überall dieselbe grobfaserige, rauhe Oberfläche, die das Basisphenoidale charakterisiert und ist länger als breit. Durch diese Proportionen unterscheidet sich dieser Teil von dem Atlas aller Dinosaurier, aber sogar vom Atlas von *Apteryx*, der unter allen Vögeln das längste Quasi-Centrum zu haben scheint. Die ziemlich flache Basis des Quasi-Centrums wird durch zwei, der Länge nach verlaufende, flache Gruben in drei Teile geteilt. Zwei laterale, gerundete Kiele vermitteln den Übergang zu den Seitenflächen des Quasi-Centrums und zwischen den Gruben liegt ein medianer, stumpfer Rücken. Der letztere nimmt gegen hinten an Stärke zu und ist mit der medianen Hypapophyse des Vogel-Atlas vergleichbar. Eine mediane Hypapophyse findet sich bei *Rhea* und bei *Struthio*, sie ist aber in diesen beiden Fällen viel stärker entwickelt, als bei *Struthiosaurus*; bei den genannten Vögeln bildet sie nämlich einen langen Fortsatz. Gegen rückwärts verbreitet sich, infolge des Divergierens der lateralen Kiele, die basale Fläche des *Struthiosaurus*-Atlas sehr bedeutend. Die Kiele tragen am rückwärtigen Ende die tiefliegende Ansatzstelle der einköpfigen Rippen. Die Lage der Ansatzstelle ist fast dieselbe, wie bei *Iguanodon atherfieldensis*. Durch seine wohl entwickelte Rippe unterscheidet sich der Atlas von *Struthiosaurus* gut von dem Atlas der Vögel. Eine der Ansatzstelle der Rippe entsprechende Verdickung findet sich zwar bei *Rhea* und in schwächerem Masse bei *Struthio*, zur Entwicklung einer abstehenden einköpfigen Rippe kommt es aber bei den Vögeln nicht mehr, denn sogar in jenen Fällen, wo bei den *Palaeognathae* Spuren einer Atlasrippe vorhanden sind, zeigen sie sich nur als knöcherne Spiculae, die vom Quasi-Centrum gegen den Bogen emporsteigen und sich an der Diapophyse anheften, wodurch das die Wirbelarterie aufnehmende Loch allseitig begrenzt wird.

Oberhalb der basal-lateralen Kiele ist das Quasi-Centrum von *Struthiosaurus* allseitig schwach konkav. In der Höhe des geräumigen Neuralkanals ist es fest mit dem Atlasbogen verwachsen.

Rückwärts ist das Quasi-Centrum viel breiter als vorne und flach (Taf. II, Fig. 2), doch wird die obere mediane Partie dieser sich an den Epistropheus anlegenden Fläche durch die tiefe, den Odontoidfortsatz des Epistropheus aufnehmende Aushöhlung unterbrochen.

Da die Hypapophyse bis an das rückwärtige Ende des Quasi-Centrums reicht, ist dessen rückwärtige Fläche unten scharf gekielt. Aus ihren Dimensionen kann man darauf schliessen, dass das Centrum des Epistropheus vorne 4 cm breit und 3 cm hoch war.

Der Eindruck des Odontoidfortsatzes zeigt, dass dieser sehr lang und stark war und eine gut abgesonderte Glans besessen haben muss. In seiner Arbeit über die Morphologie des Epistropheus betont H. VIRCHOW,<sup>1</sup> dass der mit einer Glans versehene Epistropheus ein Drehmechanismus höchster Vollendung sei, der allerdings nur eine beschränkte Drehbarkeit gestatte, wogegen ein Odontoidfortsatz ohne Glans nach H. VIRCHOW auch eine laterale und sagittale Flexion des Atlas gestatte. Zweifellos ist H. VIRCHOW's Annahme insofern richtig, als aus ihr hervorgeht, dass die Glans des Epistropheus eine Verfestigung des Atlas mit dem Epistropheus bedeute, die Annahme aber, dass

<sup>1</sup> VIRCHOW, H.: Zur Morphologie des Epistropheus; XXX. Verhandl. d. Anatom. Ges., Erg.-Heft z. Anatom. Anzeiger, vol. LIV, Jena, 1921.



der Mangel einer Glans einfach durch eine horizontale Schädelhaltung bedingt wurde, kann nicht angenommen werden. Ubrigens scheint H. VIRCHOW in seiner Arbeit über die Atlas—Epistrophaeus Verbindung des Orang<sup>1</sup> von dieser Annahme auch selbst abgekommen zu sein.

Innerhalb der Dinosaurier ist der Odontoidfortsatz ausser bei *Struthiosaurus* bei *Stegosaurus*, *Kentrurosaurus*, *Dysalatosaurus* und *Camptosaurus* langgestreckt und mit einer Glans versehen. Kurz und ohne Glans findet man ihn bei *Ceratosaurus*, *Antrodemus*, *Camarasaurus*, *Diplodocus*, *Rhabdodon*, *Cheneosaurus*, mit schwacher Glans bei *Orthomerus*. Von diesen Formen sind *Stegosaurus* und *Kentrurosaurus* kurzhalzig und quadriped, *Camarasaurus* und *Diplodocus* gleichfalls quadriped, aber sehr langhalzig, *Dysalatosaurus*, *Rhabdodon*, *Ceratosaurus* und *Antrodemus* biped und mässig langhalzig, *Cheneosaurus* war jedenfalls biped, aber, wie alle *Trachodontidae*, relativ kurzhalzig. Bei *Stegosaurus* und *Kentrurosaurus* liegt der Schädel in der Verlängerung der Halswirbelsäule, bei *Dysalatosaurus*, *Camptosaurus*, *Rhabdodon*, *Ceratosaurus* und *Antrodemus* war dies schon weniger der Fall, *Camarasaurus* und *Diplodocus* trugen den Hals vertikal und den Schädel eher horizontal. Da die Entwicklung der Glans auch mit der stärkeren oder schwächeren Rundung des Hinterhauptgelenkes nicht in Korrelation steht — denn dieses Gelenk ist bei *Diplodocus* und *Camarasaurus*, wo keine Glans vorhanden ist, sehr stark gerundet, bei *Dysalatosaurus* und *Camptosaurus* hingegen eher flach —, so versagt die von VIRCHOW zur Erklärung der Glans-Entwicklung angenommene Hypothese. Zieht man zu allem noch in Betracht, dass sich infolge des die Glans erzeugenden basalen Wulstes des Odontoids dieser Knochen schon deshalb stärker mit dem Atlas verbindet, weil ein Ablösen des Odontoids vom Atlas in so einem Falle nur bei gleichzeitigem Emporheben und Nachrückwärtsziehen des Odontoids möglich wird, so hat man wohl in der Entwicklung der Glans nur eine stärkere Verbindung des Atlas mit dem Epistrophaeus zu erblicken.

Schon in 1923 habe ich ausdrücklich betont, dass in allen Gruppen der Reptilien im Laufe der Stammesentwicklung der Odontoidfortsatz reduziert werde<sup>2</sup> und die Pleurapophysen des Atlas wachsen. Da es in *Struthiosaurus* zu der Entwicklung eines ganz normal gebauten Quasi-Centrums kommt, liegt in dieser Form wohl der Kulminationspunkt dieser Entwicklungsrichtung vor. Wie weit durch das Ausmass der Schädelrotation die Entwicklung des Hinterhauptcondylus beeinflusst wird, ist für die Odontoid-Entwicklung irrelevant, denn bei allen Reptilien ist die vordere Gelenkfläche des Atlas kreisrund.

Die recht ausführliche Besprechung aller dieser Einzelheiten schien in diesem Falle deshalb wichtig, weil sie die Unzulänglichkeit jener anatomischen Methode beleuchtet, die das fossile Material ignoriert. Dass sich nach einer bloss kurzen paläontologischen Orientierung auch kein Anatom finden wird, der den Odontoidfortsatz für ein einfaches Epistrophaeus-Derivat hielt, sei nur nebenbei erwähnt.

Der Bogen des *Struthiosaurus*-Atlas ist leider weniger gut erhalten, als das Quasi-Centrum. Es lässt sich einwandfrei feststellen, dass der Bogen an seiner Basis mit dem Quasi-Centrum koossifiziert war und ausserdem ist auch der völlige dorsale Verschluss der Bogenhälften konstatierbar. Der vorderste Teil des Quasi-Centrums wird von der Bogenbasis nicht bedeckt, was eine grosse seitliche Flexionsfähigkeit des atlanto-basioccipitalen Gelenkes ermöglicht. Gegen rückwärts steigt der Atlasbogen hoch und

<sup>1</sup> VIRCHOW, H.: Die Halswirbelsäule des Orang; Archiv f. Anatomie u. Physiolog., Anatom. Abt., Leipzig, 1915.

<sup>2</sup> NOPCSA, F.: Die Familien der Reptilien (separat); Berlin, 1923 (pag. 174—175).

steil aufwärts, was auf eine hohe Lage der Praezygapophysen des Epistropheus hinweist. Leider sind am Atlas die Postzygapophysen selbst nicht erhalten. Wo sich der Bogen mit dem Quasi-Centrum verbindet, ist eine cranio-caudal ziehende, stumpfe Kante bemerkbar, die offenbar die Diapophyse vertritt.

Der Neuralkanal, der schon vorne sehr geräumig ist, wird rückwärts geradezu ungeheuer, denn schon in der Vorderansicht wetteifert er in dieser Beziehung mit *Apteryx*, *Casuarius* und *Dromaeus*. Der Neuralkanal ist grösser als bei *Rhea* und höher als bei *Struthio*. Von den übrigen Dinosauriern ist *Struthiosaurus* durch die Grösse des Neuralkanals seines Atlas recht verschieden, denn sogar bei jenen Formen, wo er am grössten ist (*Stegosaurus*, *Camarasaurus*), ist der Durchmesser des Neuralkanals im Atlas nicht grösser, als der Durchmesser des atlanto-basioccipitalen Gelenkes. Alles dies weist bei *Struthiosaurus* auf eine ganz aussergewöhnliche Bewegungsfreiheit des Schädels hin. Aus der grossen Länge des Odontoidfortsatzes kann man auf einen langen Epistropheus schliessen.

Leider ist ausser dem Atlas bisher aus Siebenbürgen nur ein einziger Halswirbel von *Struthiosaurus* bekannt geworden, sein Bau ist aber äusserst typisch. Es charakterisieren ihn die schon für den Epistropheus festgestellte, recht bedeutende Länge, ferner starke Entwicklung in die Breite und sehr geringe Höhe (Taf. II, Fig. 6–10).

Die relativ niedrige Lage der Parapophyse zeigt, dass ein vorderer oder mittlerer Halswirbel vorliegt.

In seinem jetzigen Erhaltungszustand ist das Centrum dorso-ventral zwar etwas verdrückt, aber doch nicht so sehr, dass seine Rekonstruktion nicht möglich würde. Es zeigt unten eine gleichmässige, wenn auch flache Rundung und verbreitet sich gegen beide Enden. Beide Enden sind in der Mitte schwach konkav, haben aber einen breiten, gewulsteten, konvexen Rand. Die Gelenkfläche ist derzeit bedeutend breiter als hoch und quer elliptisch. Ursprünglich übertraf ihre Breite ihre Höhe gleichfalls, aber nicht so stark, wie jetzt. Die Parapophysen sind sehr gross, stehen weit ab und setzen sich gegen rückwärts in einen gerundeten Kiel fort, oberhalb dessen der Wirbelkörper tief ausgehöhlt ist. Die weit vorspringenden Parapophysen liegen horizontal.

Die Sockel des Neuralbogens sind langgestreckt, aber sehr niedrig und am Vorderende etwas verdickt. In der Mitte sind die lateralen Teile des Neuralbogens auffallend dünn. Sie tragen die grosse, recht flache Neuralplattform, welche seitlich in die obere Fläche der sich auswärts etwas senkenden Diapophysen übergeht. Aus dem Niveau der Neuralplattform ragen die auswärtigen Ränder der Praezygapophysen, die auf den Postzygapophysen aufsitzenden Hyperapophysen, die kurze, dicke und stumpfe Neurapophyse und zwei von der Neurapophyse zu den Hyperapophysen ziehende Kiele heraus. Vor der Neurapophyse bedeckt die Neuralplattform den ganzen Neuralkanal bis an den Vorderrand des Wirbels, hinter der Neurapophyse zeigt die Neuralplattform zwischen den Postzygapophysen einen Schlitz, so dass das Rückenmark schutzlos daliegt (Taf. II, Fig. 10).

Die Diapophyse ist weit ausladend, oben abgeflacht und unten mit einem starken Kiel versehen. Dieser zieht an den Flanken des Wirbelbogens gegen vorne und abwärts und bildet mit seinem oberen Ende eine kräftige, basale Stütze der Diapophyse. Das distale Ende der Diapophyse ist sehr dick und weist im Vereine mit der starken Parapophyse auf eine sehr kräftige, zweiköpfige Halsrippe.

Die Praezygapophysen schauen viel stärker aufwärts als einwärts und sind rückwärts gegen die Neuralplattform nur undeutlich abgegrenzt. Die Postzygapophysen, von denen die eine allerdings aus Gips



ergänzt wurde, sind durch die starken, wulstartigen Hyperapophysen (Taf. II, Fig. 7) charakterisiert. Sie werden durch je einen zur Neurapophyse ziehenden Kiel verstärkt und hierdurch befähigt einen starken ventro-caudal wirkenden Druck auszuhalten.

Die Neurapophyse erhebt sich steil aus der Mitte der Neuralplattform, sie ist sehr kurz, vorne konkav, rückwärts tief konvex und oben abgestumpft. Wegen ihrer Dicke sind ihre Flanken nur schwach entwickelt und schliesslich ist sie, was bei Neurapophysen selten ist, breiter als lang. Viel besser als mit der Neurapophyse eines Reptils lässt sich die Neurapophyse von *Struthiosaurus* mit jener eines Huhnes vergleichen, denn auch bei diesem ist die Neurapophyse des letzten Halswirbels ein niedriger, oben stumpfer, dicker, vorne konvexer, hinten tief konkaver Zapfen, der allerdings, dem leichteren Halsbau entsprechend, etwas schwächer ist, als bei *Struthiosaurus*. In dem rückwärtigen, ausgehöhlten Teil befestigte sich wohl ein Ligamentum interspinale (Taf. II, Fig. 10).

Alles dies zeigt, dass ein Halswirbeltypus vorliegt, der zwar etwas an *Omosaurus* und vielleicht noch mehr an *Ankylosaurus* erinnert, sich aber von beiden gut unterscheidet. Noch grösser ist der Unterschied des Halswirbels von *Struthiosaurus* von jenem von *Stegosaurus* und seinen Verwandten (*Kentrurosaurus*), denn bei letzteren gibt sich schon in der Halsregion die Wirkung der ganz exzessiven dorsalen Wirbelerhöhung kund.

Da sich auch an dem Halswirbel von *Struthiosaurus* dieselbe rauhe, geflaserte Oberflächenskulptur zeigt, wie am Atlas, da also der Wirbel sicher von demselben Tiere stammt, wie der Atlas, liegt es an der Hand, diesen Halswirbel darauf zu untersuchen, ob sich an ihm, trotz seines plumpen Baues, nicht Züge finden, die auf eine besonders starke Entwicklung jener Muskeln verweisen, die den Vogelhals charakterisieren.

Tatsächlich sind am Wirbel mehrere Züge vorhanden, welche in diese Richtung weisen. Vor allem charakterisiert ein niedriger, aber breiter Wirbelbau mit niedriger, kräftiger Neurapophyse die hintersten Halswirbel und vordersten Rumpfwirbel der *Palaeognathae*, ferner weisen die Hyperapophysen bei *Struthiosaurus* ganz entschieden darauf, dass an ihnen sehr kräftige Muskeln inserierten und zwar solche, die sich wegen der Ansatzstelle mit den M. spinalis cervicis posticus der Vögel vergleichen lassen. Da der M. spinalis cervicis posticus die untere, gegen vorne konvexe Krümmung des Vogelhalses fixiert und sich daher analoge Hyperapophysen auch bei den primitiven Schildkröten, z. B. *Kallokibotium*, finden, welche gleichfalls einen, an seiner Basis gegen vorne konvex gekrümmten, aber nicht retraktilen und durch den M. testocervicalis medialis fixierten Hals hatten, so ist man zu der Annahme gezwungen, dass auch bei *Struthiosaurus* die Halswurzel in der Ruhelage gegen vorne konvex gekrümmt war. Dies stimmt mit der bereits betonten, vogelartigen Stellung des Schädels prächtig überein.

Scheinbar zeigt sich ein wichtiger Unterschied zwischen dem hinteren Halswirbel von *Struthiosaurus* und den hinteren Halswirbeln der Vögel darin, dass bei ersterem jede Spur einer Hypapophyse fehlt, wogegen die entsprechenden Vogelwirbel durch eine starke Hypapophyse charakterisiert werden. Da eine der Hypapophyse entsprechende Crista medialis ventralis auch bei den ihren Hals gleichweise dorsalwärts gekrümmt tragenden Schildkröten vorkommt, könnte man sich leicht veranlasst sehen, daran weitgehende Schlüsse zu knüpfen. Dies wäre aber falsch.

Ausser bei *Struthiosaurus* fehlt eine Crista medialis auch der primitiven Schildkröte *Triassochelys*, ferner fehlt sie allen langhalsigen Sauropoden. Dies sind im Gegensatz zu den spezialisierten Schildkröten und Vögeln alle Formen, denen Sattelgelenke fehlen. Es zeichnet sich daher die Halswurzel dieser

Tiere vor jener der spezialisierteren Schildkröten und Vögeln dadurch aus, dass ihre Bewegung nicht einseitig beschränkt war. Nach dieser Überlegung lässt sich der Hypapophysen-Mangel des rückwärtigen Halswirbels von *Struthiosaurus* dadurch ungezwungen erklären, dass bei dieser Form die an der Wirbelbasis inserierenden *M. cervico-spinales* stärker lateralwärts lagen, als bei den Schildkröten und Vögeln, weshalb sie nicht nur als Halsherabzieher, sondern auch als Seitwärtsbeuger wirkten. Übrigens scheint sogar bei den Vögeln eine Korrelation zwischen der Entwicklung der Wirbelgelenke und den Hypapophysen zu bestehen, dies bedarf aber einer eingehenderen Untersuchung. Eine solche überschreitet leider den Rahmen dieser Arbeit.

Abgesehen von dem Vorgebrachten werden wir übrigens einen ventralen Kiel, dem wir bei der Besprechung der Rückenwirbel von *Struthiosaurus* begegnen werden, als schwaches Analogon der Vogel-Hypapophyse deuten müssen.

b) **Rückenwirbel.** Zusammen mit dem Schädelrest ist bei Szentpéterfalva leider nur ein einziger besser erhaltener Rückenwirbel gefunden worden und sogar bei diesem ist der Bogen stark beschädigt. Isoliert wurden ausser diesem Stücke noch zwei Wirbelcentra gefunden, die, wie ihre Form und Oberflächenskulptur beweisen, gleichfalls von *Struthiosaurus* stammen. Sie ergänzen den Rückenwirbel des Typus in einigen Punkten.

Der besser erhaltene Rückenwirbel von *Struthiosaurus* ist etwas kürzer als der Halswirbel, der im Vorhergehenden beschrieben wurde. Jener isoliert gefundene Wirbel, dessen Centrum einen ähnlicheren Bau zeigt, wie der gut erhaltene (R 3848 des Nat. Hist. Mus., London), ist mit dem gut erhaltenen gleich lang, der andere, der etwas abweichend gebaut ist, ist etwas kürzer.

Da es eine ganz besondere Anomalie wäre, wenn die Wirbel vom Halse gegen die Brust zu ziemlich plötzlich kürzer und weiter hinten wieder länger würden, kann man den längeren, durch das besser erhaltene Exemplar vertretenen Rückenwirbeltypus für den weiter vorne gelegenen halten.

Das Centrum dieses Wirbels (Taf. II, Fig. 11—13) ist an beiden Enden sehr schwach bikonkav, die glatten Ränder der Endflächen sind schwach konvex, die Gelenkfläche ist fast kreisrund. Die Flanken des Wirbels sind oben etwas eingezogen, weiter unten wieder weniger eingezogen und noch tiefer wieder etwas mehr. An der Basis ist von dieser tieferen Einziehung deshalb nichts bemerkbar, weil sich das Centrum gegen unten in einen lateral etwas komprimierten, kräftigen Kiel fortsetzt, der in der Mitte zwischen dem Vorder- und Hinterende des Wirbels die grösste Ausdehnung erlangt. Wegen dieses Kieles bildet der untere Rand des Wirbelcentrums eine von vorne nach hinten verlaufende, beinahe gerade Linie, die nur am Vorderende, nahe bei der Gelenkfläche eine kleine, durch den Verlauf einer Vene bedingte Einkerbung zeigt.

Da der basale Kiel auffallend rauh ist, was auf einen kräftigen Muskelansatz hinweist und er, wie wir sehen werden, an den weiter rückwärts gelegenen Wirbeln fehlt, kann man ihn für ein Equivalent der Hypapophyse der Vögel halten. Hier inserieren bei den Vögeln die *M. cervico-spinales*, welche in ihrer Funktion vollkommen den *M. cervico-spinales* der Schildkröten entsprechen, nur dass sie als stark entwickelte Muskeln nicht so weit nach vorne reichen. Zu dieser Annahme wird man umso mehr genötigt, als der basale, rauhe Kiel, der diesen Rückenwirbel des *Struthiosaurus* charakterisiert, bei dem weiter rückwärts folgenden Rückenwirbeltypus fehlt und sich auch die Hypapophysen bei vielen Vögeln gleichfalls nur auf die Übergangsregion von Hals und Rumpf beschränken.



Der Wirbelbogen des vorliegenden Rückenwirbels von *Struthiosaurus* ist relativ hoch, er erinnert daher an *Polacanthus* und *Orthomerus*, er ist aber nicht so hoch, wie etwa der Bogen bei den Stegosauriern oder Sauropoden. Da namentlich die Flanken des Bogens des vorderen Rückenwirbels hoch sind, ist der Neuralkanal dementsprechend gleichfalls hoch, gleichzeitig aber lang und schmal. Allerdings ist der Szentpéterfalvaer Wirbel auch post mortem etwas deformiert worden.

Durch seine Höhe nähert sich der Rückenwirbel von *Struthiosaurus* den Rückenwirbeln der Stegosaurier und entfernt sich von denen der Sauropoden, denn im Gegensatze zu den Stegosauriern, bei denen das Indiehöhewachsen des Wirbelbogens zum Teil durch die Streckung des lateral vom Neuralkanal liegenden Teiles der Bogenbasis geschieht, erfolgt dies bei den Sauropoden nur durch die Streckung des über dem Neuralkanal liegenden Teiles. Bei ersteren ist daher der Neuralkanal, wie bei *Struthiosaurus*, hoch und schmal, bei letzteren klein und kreisrund.

Leider ist der obere Teil des Szentpéterfalvaer Wirbelbogens von *Struthiosaurus* stark beschädigt, rückwärts sieht man aber immerhin einen medianen, von dem vorspringenden Postzygapophysen-Paar vertikal gegen den Neuralkanal ziehenden Kiel. Dieser Kiel teilt die rückwärtige, oberhalb des Neuralkanals liegende konkave Fläche in zwei Hälften, wodurch dieser Teil des *Struthiosaurus*-Bogens jenem von *Orthomerus* recht ähnlich wird. Vorne sind am Stücke so erhebliche Reste der ziemlich stark einwärts schauenden Praezygapophysen erhalten, dass diese aus Gips ergänzt werden konnten. Die Diapophysen sind abgebrochen, die nur schlecht erhaltene Parapophyse, die den Umriss einer hochstehenden Ellipse hat, liegt etwa in der Höhe des unteren Teiles der Praezygapophyse. Eine weitere, detailliertere Beschreibung des schlecht erhaltenen Bogens ist deshalb nicht nötig, da der Bogen in seinen Grundzügen mit jenem des von BUNZEL und SEELEY abgebildeten Rückenwirbels von *Struthiosaurus austriacus* vollkommen übereinstimmt.

Im Anschluss an diese Schilderung des zu dem Typus von *Struthiosaurus transsylvanicus* gehörenden Rückenwirbels sei die Beschreibung der isolierten, den Paratypus bildenden Rückenwirbelcentra gegeben. Diese Wirbel haben die Registernummer R 3848 und sind auch Eigentum der Geologischen Abteilung des Natural History Museum in London. Auch an diesen Stücken lässt sich dieselbe grobfaserige Struktur erkennen, welche den Typus von *Struthiosaurus transsylvanicus* charakterisiert. Diese Struktur ist daher nicht ein individuelles Merkmal, sondern für das Genus oder wenigstens für die Spezies typisch.

Da der Verlauf der Fasern an dem einen Wirbel (R 3848) besonders gut erhalten ist, sei er kurz geschildert. An den Flanken und an der Basis des Centrums ziehen die Fasern von beiden Wirbelenden gegen die Mitte, in der Mitte der Flanke werden sie jedoch so dünn, dass sie sich beinahe verlieren. Besser treten sie in der Mitte der Basis des Centrums auf, doch sind sie hier dementsprechend auch gegen die Enden des Centrums hin bedeutend stärker. Als ununterbrochener Zug ziehen sich die Fasern vom einen Wirbelende zum anderen auch dort, wo die neurocentrale Sutura liegt und hier erwecken sie den Eindruck, als ob ein zartes, in die Länge gezogenes Gewebe, dessen Fasern sich in spitzem Winkel kreuzen, auf den Wirbel gelegt wäre. Eine weitere Gruppe von Fasern schaltet sich dort ein, wo die longitudinalen Fasern an die Wirbelenden treten. Hier werden sie von den glatten, ehemals mit Knorpel bedeckten Flächen der Wirbelenden durch eine schmale Zone getrennt, auf der die Fasern um das Wirbelzentrum herum laufen. Fast möchte man an einen Annulus fibrosus denken. Wo die

longitudinal ziehenden Fasern an die um das Centrum herumziehenden treten, kommt es zu einer Kreuzung beider Fasersysteme. Die am Wirbelbogen bemerkbaren Fasern ziehen am Vorderrande der Bogenbasis und an deren Flanken schräge gegen oben und hinten, am rückwärtigen Rande der Bogenbasis ziehen sie am Knochen aufwärts.

Im Gegensatz zum gleichförmigen Verlaufe der die beiden Wirbel bedeckenden Fasern, ist die Basis des Centrums beider Wirbel verschieden. Der eine und zwar der längere Wirbel zeigt an seiner Basis eine raue Verdickung, die zwar gegen die beiden Wirbelenden hin an einer kleinen, aber wohl ausgeprägten Kerbe absetzt, der Wirbelmitte in der Lateralansicht aber doch einen fast geraden Umriss verleiht. Beim anderen Wirbel fehlt diese Verdickung, der Wirbelumriss ist daher in der Seitenansicht schwach konkav.

Der kiellose, unten konkave Rückenwirbel von *Struthiosaurus* verhält sich zum gekielten genau so, wie der von mir in 1923 beschriebene, gekielte Rückenwirbel von *Acanthopholis* zum ungekielten. Da eine Abbildung des ungekielten Wirbeltypus von *Acanthopholis* in 1923 nicht gegeben werden konnte, gebe ich jetzt in Fig. 2 die Umrisszeichnungen der entsprechenden Wirbel von *Struthiosaurus* und *Acanthopholis* untereinander.

a

b

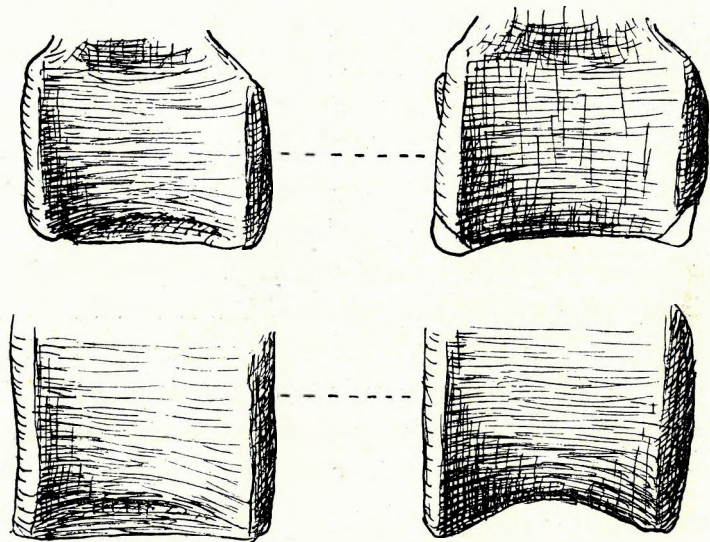


Fig. 2. a) zwei Rückenwirbel von *Struthiosaurus transsylvanicus*; b) zwei Wirbel von *Acanthopholis* ( $\frac{1}{2}$  d. nat. Gr.).

c) **Schwanzwirbel.** Der einzige aus Siebenbürgen bekannt gewordene und sicher zum Typus gehörende Schwanzwirbel von *Struthiosaurus* stammt von der Schwanzwurzel, was einerseits aus der Grösse des Costoids, anderseits aber auch daraus hervorgeht, dass Haemapophysen-Ansätze fehlen (Taf. III, Fig. 1–4).

Der Wirbel ist auffallend kurz, sein Centrum ist fast biplan und beinahe kubisch. Die Basis des Centrums ist mit einer sehr weiten, seichten Längsrinne versehen und seine Flanken steigen bis zu dem mit seiner unteren Fläche scharf abgesetzten Costoid fast senkrecht aufwärts. Den Übergang zwischen Centrubasis und Centrumflanke vermittelt eine scharfe Rundung. Eine stärkere Einschnürung der Mitte des Centrums ist nicht bemerkbar. Das Costoid setzt etwas unterhalb der neurocentralen Suture an und hat einen gegen oben stark konvexen, unten aber flachen Querschnitt (Taf. III, Fig. 2). Weiter aussen wird es flacher, vollzieht eine Rotation und endet in einer dicken, fast zweiköpfigen und beinahe vertikal gestellten Platte. Die Gelenkflächen des Wirbels zeigen in der Mitte den kleinen Ossifikationskegel des Notochords und sind etwas breiter als hoch. Der Neuralbogen reicht bis an den Vorderrand des Wirbelcentrums, lässt aber den rückwärtigen Teil des Centrums frei. Er ist dick und massiv gebaut, steigt gleichmässig dachförmig gegen die Mitte und trägt tief liegende, kurze Praezygapophysen und Postzygapophysen. Letztere schauen stärker abwärts als auswärts, von den ersteren ist nur ihre Basis



erhalten. Die Neurapophyse war auf den rückwärtigen Teil des Bogens beschränkt, ausgesprochen lateral komprimiert, aber wahrscheinlich nur schwach.

Infolge der Breite seines Centrums, noch mehr aber infolge der tiefen Lage und der bedeutenden Länge der Costoide ist dieser Schwanzwirbel von den proximalen Schwanzwirbeln der Theropoden, Sauropoden und der zweibeinigen Orthopoden recht verschieden und erinnert etwas an die Ceratopsiden, noch mehr aber an andere quadrupede Orthopoden, so z. B. *Stegosaurus priscus*, *Dyoplosaurus*, *Polacanthus* oder *Scolosaurus*. Dieser Wirbel weist auf eine dicke und eher breite Schwanzwurzel und daher auch auf ein lateral jedenfalls nicht komprimiertes Sacrum hin. Auch das distale Ende des Schwanzes dürfte kaum lateral komprimiert, sondern zum mindesten gerundet gewesen sein, denn ein kleines, isoliert gefundenes Schwanzwirbelcentrum (R 3848 Nat. Hist. Mus., London) von 3.5 cm Länge, dessen Zugehörigkeit zu *Struthiosaurus* allerdings nicht feststeht, zeigt, so wie bei *Struthiosaurus austriacus*, einen abgeflachten Querschnitt mit vorspringenden Längskielen an beiden Seiten. An der Basis zeigt das Stück gegen beide Enden zu Spuren einer scharfen Rinne.

d) **Rippe.** Nebst einigen Rippenfragmenten, die kleine, derzeit in ihrer Bedeutung noch unerfassbare Differenzen im Baue des Tuberculum und Capitulum zeigen, hat sich auch eine auffallend vollkommene, rechtseitige Rumpfrippe von *Struthiosaurus* gefunden. Sie zeigt vom oberen bis zum unteren Ende eine gleichmässige Krümmung (Taf. I, Fig. 7).

So wie die Rippen von *Struthiosaurus austriacus* und von *Polacanthus*, zeigt auch die Siebenbürger Rippe oberhalb ihrer Mitte einen symmetrisch T-förmigen Querschnitt, der gegen das Tuberculum in einen schiefen T-förmigen Querschnitt übergeht. Der zwischen Fuss und Querarm liegende, stumpfe Winkel kommt hierbei auf die Rückseite zu liegen. Durch den in der Rippenmitte symmetrischen Querschnitt ist die Rippe von *Struthiosaurus* von den Rippen von *Orthomerus* leicht unterscheidbar, welche überall denselben asymmetrischen T-förmigen Querschnitt haben, wie die Rippen zahlreicher Vögel.

Da sich auch bei *Stegosaurus* und verwandten Formen, wie z. B. *Kentrurosaurus* asymmetrische T-förmige Rippen zeigen, schliesslich den primitiven zweibeinigen Orthopoden, wie *Rhabdodon* und seinen Verwandten, ferner allen Theropoden und Sauropoden dieser Typus abgeht, sich diese T-förmige Verbreitung mithin bloss bei den Orthopoden und Vögeln findet und zwar unter den ersteren bei zweibeinigen und vierbeinigen Formen, sie also von der Lokomotionsart unabhängig ist, muss man sie wohl mit der parallelen Entwicklung der thorakalen Muskulatur dieser Formen in Zusammenhang bringen. Wir werden also bei den Orthopoden eine eher vogelartige als saurierartige, interkostale Muskulatur annehmen müssen. Da sich des weiteren diese Rippenverbreitung bei den Palaeognathen oft nur auf jene Rippen beschränkt, die mit dem Sternum artikulieren, bei der Atmung der Vögel ferner in erster Linie die Bewegung des Sternumis, resp. der zwischen den echten Rippen und den knorpeligen Rippen auftretende Winkel von Belang ist, sich aber bei den Orthopoden wegen der vogelartigen Pubisrotation offenbar auch die ganze ventrale Bauchmuskulatur (*Obliquus* und *Rectus*) vogelartig verändert haben muss, wird es verständlich, weshalb sich bei ihnen auch ihr Atmungsmechanismus und damit ihr Rippentypus in der bei den Vögeln bemerkbaren Richtung entwickelte. Die unteren, knorpeligen Abschnitte der Rippen liegen eben im Bereiche des *Obliquus* und *Rectus*. An dieser Schlussfolgerung ändert auch das nichts, dass *Archaeopteryx* zwar noch schwache Abdominalrippen, aber dennoch schon vollkommen

gegen rückwärts rotierte Pubes hat. Wegen des Unterschiedes in der Entwicklung der ventralen Muskeln bei Vögeln und Reptilien verweise ich auf H. ENGERT's Arbeit.<sup>1</sup>

Dass die Entwicklung des T-förmigen Rippenquerschnittes der Vögel und Orthopoden nicht das Resultat einer einfachen statischen Druckanforderung ist, geht daraus klar hervor, dass dieser Querschnitt bei den ihrer Länge nach gleichmässig gekrümmten Rippen von *Rhabdodon* und bei den oben stärker gekrümmten, weiter unten aber recht geraden Rippen von *Gorgosaurus* fehlt, hingegen bei den gleichmässig gekrümmten Rippen von *Struthiosaurus* und den nur oben stärker gekrümmten Rippen von *Orthomerus* gleichmässig auftritt. Diese Gegenüberstellung zeigt, dass der T-förmige Querschnitt weder von der Lage der Diapophysen, noch von der Form des Körperquerschnittes abhängt.

Auffallend wird allerdings das Auftreten der Rippenverbreiterung bei *Struthiosaurus*, wenn man vor Augen hält, dass bei dieser Form im Gegensatz zu den Vögeln das Tuberculum der Rippen klein ist.

Das Capitulum ist bei *Struthiosaurus* etwas angeschwollen, stark konvex und hoch elliptisch und es weist dieser Bau der Artikulation auf eine beschränkte cranio-caudale Exkursionsfähigkeit der Rippen, wogegen ihnen eine dorso-ventrale Exkursionsfähigkeit völlig abging. Die Bewegungsart der Rippen war auf diese Weise bei *Struthiosaurus* ebenso limitiert, wie bei den Vögeln. Schliesslich kann man auch nur bei der Annahme, dass der Atmungsmechanismus der Orthopoden derselbe war, wie bei den Vögeln, die auffallende Erscheinung erklären, dass bei *Ankylosaurus*, bei dem die Lendenrippen ohnehin fest mit den Iliä verbunden waren, auch die rückwärtigen Brustrippen mit den Wirbeln koossifizieren konnten, wodurch nicht nur die bei den Lacertiliern bemerkbare, durch die Bewegung der Lendenrippen mögliche Atmungsart fortfiel, sondern auch eine etwa durch Exkursion der echten Rippen ermöglichte. Bei diesen Formen kann infolge der grossen Starrheit ihrer Rippen höchstens eine Zwerchfellatmung angenommen werden oder eine Atmung durch die Bewegung des Sternums. Da ein wohl entwickeltes Zwerchfell sogar den Krokodiliern abgeht, wird man sich eher für die auch bei den Vögeln belegbare Sternalatmung entscheiden. Vielleicht ergibt sich ein anderesmal die Gelegenheit, die Korrelation, respektive den Antagonismus zu besprechen, der sich aus den Anforderungen einer quadrupeden Lokomotion und einer Sternalatmung ergeben muss. Hier soll der Hinweis genügen, dass so ein eventueller Antagonismus die Sauerstoffversorgung des Körpers jedenfalls sehr ungünstig beeinflussen musste (vergl. Seite 17).

Der zwischen Dinosauriern und Vögeln in der Entwicklung des Rippenkopfes bemerkbare Unterschied ist darauf zurückzuführen, dass bei den Vögeln das Capitulum der Rippen in primitiver Weise immer am Centrum bleibt, wogegen es bei den Dinosauriern, Parasuchiern und Krokodiliern auf das Centrum hinaufrückt. Für die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier ist dies wichtig, denn es beweist, dass die Vögel nicht von Dinosauriern, sondern nur von primitiver gebauten Pseudosuchiern stammen können.

Zwischen dem Capitulum und dem Tuberculum ist die *Struthiosaurus*-Rippe cranio-caudal abgeflacht. Das Tuberculum ist bloss ein unscheinbarer Höcker und jenseits des Tuberculums stellt sich auf der Aussenseite der Rippe jene horizontale Platte ein, die ihr den T-förmigen Querschnitt verleiht. Diese Platte zeigt etwas unterhalb des Tuberculums an zwei Stellen einige kurze, dünne Fasern, die

<sup>1</sup> ENGERT, H.: Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Vögeln; Morphol. Jahrbuch, Vol. XXIX, Leipzig, 1902.



fast sternförmig zusammenstrahlen. An einem gleichen Rippenfragment aus der Gosau von Wiener-Neustadt sind diese Sterne viel besser ausgeprägt. Gut entwickelt reicht die obere horizontale Rippenplatte ungefähr bis in die Mitte der Rippe. Unter ihr zieht der basale Teil der Rippe als am proximalen Ende starker, sich gegen das andere Ende aber abflachender Kiel einher. Jenseits der Rippenmitte ist der untere Kiel infolge seiner zunehmenden Abplattung verschwunden und die Rippe ist daher von hier an von aussen gegen innen abgeflacht. Die Abflachung nimmt gegen das distale Ende immer mehr zu. Knapp vor dem Ende schwillt die Rippe ziemlich unvermittelt an und dieser verdickte Teil trägt terminal eine Aushöhlung, in der die Knorpelrippe artikuliert. Die schwammige Struktur des verdickten Rippenendes weist darauf hin, dass dieser Teil einen dickeren Knorpelüberzug trug, oder vielleicht noch von Knorpel durchsetzt war.

Wenn man ein Rippenpaar an einen Rückenwirbel anfügt, klafft zwischen den unteren Enden der einen gerundeten Körperquerschnitt ergebenden Rippen ein weiter Raum. Dieser weist auf eine ganz besondere Länge die knorpeligen Rippenabschnitte hin.

#### 4. Schultergürtel.

Obzwar schon die Rückenwirbel und auch der Halswirbel darauf hinweisen, dass *Struthiosaurus* ein sehr schwer gebautes Tier war, überrascht die Scapula (Taf. III, Fig. 5, 6) doch durch ihre Wuchtigkeit und Grösse.

Wegen ihres Acromions lässt sie sich nur mit der Scapula einiger sehr schwer bepanzelter Orthopoden vergleichen. Es sind dies: *Acanthopholis*, *Ankylosaurus*, *Hoplitosaurus*, *Panoplosaurus*, *Scolosaurus* und *Stegopelta*. Auch *Polacanthoides* hat eine recht ähnlich gebaute Scapula, doch steht seine Panzerung nicht fest, obzwar deren Existenz sozusagen gewiss ist. Bei *Stegopelta* ist zwar die Scapula als solche noch nicht beschrieben worden, doch halte ich das von MOODIE als Processus pseudopectinealis (= Praepubis) beschriebene und mit einem Acromion-artigen Fortsatz versehene Stück deshalb für eine Scapula, weil *Stegopelta* einen *Panoplosaurus*-artigen Nackenschutz hatte, *Panoplosaurus* aber keinen grossen Processus pseudopectinealis, wohl aber eine grosse, mit einem Acromion versehene Scapula besitzt. Bei *Scolosaurus* ist die genauere Form der Scapula noch nicht bekannt, die Form ihrer Glenoidalfäche weist aber darauf hin, dass sie so gebaut gewesen sein muss, wie bei *Polacanthoides*.

Am rückwärtigen Rand ist der obere, flache Teil der *Struthiosaurus*-Scapula der Länge nach konkav und am vorderen Rande etwas weniger konvex. Auf diese Weise nimmt die Breite der Scapula in ihrer oberen Hälfte gegen oben etwas zu. Unter der Mitte wird auch der vordere Rand konkav und dadurch nimmt die Breite der Scapula plötzlich zu. Ungefähr an jener Stelle, an der die Breitenzunahme eintritt, erhebt sich auf der Aussenfläche der Scapula und nahe an ihrem vorderen Rand allmählich ein breiter, gerundeter Rücken, der an Höhe bald bedeutend zunimmt und in einem gewaltigen, stumpfen, gegen die Fossa glenoidalis der Scapula etwas überhängenden Acromion endet.

Das bedeutende Vorspringen des hinteren Scapula-Randes bewirkt, dass die Fossa glenoidalis fast ein Drittel eines Kreises umfasst. Da sich die Ränder der Scapula und des Coracoids gegen die Gelenkfläche zu verdicken, ist diese auffallend breit, aber doch nicht in der Masse, dass der median—

laterale Durchmesser grösser wäre, als der dorso—ventrale, wie letzteres z. B. bei *Scolosaurus* der Fall ist. Der Fläche des Scapula-Schaftes gegenüber schaut die Fossa glenoidalis etwas auswärts.

Auf der costalen Innenseite ist die Scapula von *Struthiosaurus* der Länge nach schwach konkav, der Breite nach fast flach. Wahrscheinlich war, hierauf lässt nämlich das Gosau-Material schliessen, die Konkavität am lebenden Tiere bedeutend grösser als am Fossile, das, wie zahlreiche Brüche beweisen, post mortem durch den Gesteinsdruck etwas deformiert wurde.<sup>1</sup> Ein Vergleich der Siebenbürger Scapula mit jenen aus der Gosau zeigt, dass alle denselben Bau haben, nur scheint bei der kleineren Gosau-Scapula das Acromion stärker gegen die Fossa glenoidalis gerichtet zu sein als am Siebenbürger Stück. Dies ist ein Unterschied, der als spezifisch aufgefasst werden kann, aber vielleicht nur sexueller Natur ist, denn auch bei den beiden Geschlechtern von *Iguanodon* lassen sich in der Scapula Unterschiede nachweisen.<sup>1</sup> Anderseits erinnert die Siebenbürger Scapula durch ihren relativ geraden Vorderrand mehr an die kleine Gosau-Scapula, als an die grosse.

Vom Coracoid ist nur ein kleiner Teil erhalten, dieser zeigt aber, dass der unterhalb der Fossa glenoidalis liegende, rückwärtige Rand des Coracoids verdickt und mit einer länglichen, schwachen Grube versehen war, ferner erkennt man am Fragmente, dass sich das Coracoid weiter ventralwärts verdünnte.

Starke Muskelansätze sind namentlich am Rande der Scapula, oberhalb der Fossa glenoidalis bemerkbar, was auf einen starken M. subcoraco-scapularis und damit wieder auf eine starke Verbreiterung der Aussenseite des Humerus hinweist. Ferner hat sich jedenfalls ein gewaltiger Deltoidmuskel an dem Acromion befestigt und dieser starke Deltoidmuskel lässt wieder auf einen sehr starken Processus lateralis humeri schliessen.

Hier ist es nun angezeigt, auf jenen grossen Unterschied zu verweisen, der zwischen dem Acromion von *Struthiosaurus* und seinen Verwandten einerseits und jenem der spezialisierteren Stegosauriden und Sauropoden anderseits besteht. Bei *Struthiosaurus* zieht das Acromion vom Schulterblatt gegen die Scapulo-Coracoidnaht, bei den Stegosauriden und Sauropoden zieht sein unterer Teil dieser Naht eher parallel. Dieser Unterschied zeigt, dass sich bei *Struthiosaurus* und seinen Verwandten die ganze Schultermuskulatur in einer anderen Richtung entwickelte, als bei den Sauropoden und Stegosauriern. Dass es sich bei den Sauropoden und Stegosauriden um eine Konvergenz handelt, erkennt man daran, dass die der Scapulo-Coracoidnaht parallele Crista den primitiveren Stegosauriden (*Scelidosaurus*) und den primitiveren Sauropoden (*Cetiosaurus*, *Haplocantosaurius*) noch fehlt, bei den spezialisierteren Stegosauriden (*Kentrurosaurus*) und bei den spezialisierteren Sauropoden (*Diplodocus*, *Camarasaurus*) aber auftritt.

Aus dieser Gegenüberstellung geht hervor, dass bei den Sauropoden die stärkere Entwicklung des Deltoideus gleichzeitig von einer starken Entwicklung des vorderen Trapezius-Teiles begleitet wird, welche wieder durch die Grössenzunahme des langen, schweren Halses bedingt wird, wogegen bei *Struthiosaurus* keine Zunahme des Trapezius erkannt werden kann. Da nun die *Struthiosaurus*-artigen Dinosaurier, was ihr Acromion betrifft, in einer von *Hylaeosaurus* und *Hoplitosaurus* über *Acanthopholis* und *Struthiosaurus* zu *Panoplosaurus* und endlich zu *Polacanthoides* führenden Reihe angeordnet werden können, uns aber die Sauropoden zeigten, dass die Halslänge mit der Trapezius-Entwicklung in Korrelation ist, können wir bei den Verwandten von *Struthiosaurus* auf eine phylogenetische Hals-

<sup>1</sup> NOPCSA, FR.: Sexual differences in Ornithopodous Dinosaurs; Palaeobiologica, Vol. II, Wien, 1929.



verkürzung schliessen. Für die Rekonstruktion der sonst unbekannten Halslänge von *Struthiosaurus* ist dies natürlich wichtig.

Da die Scapula von *Polacanthoides* wegen der starken, bei *Struthiosaurus* nur angedeuteten Verbreiterung ihres oberen Endes und wegen der riesigen Entwicklung des Acromions von der Scapula aller Dinosaurier absticht, aber nie gut abgebildet wurde, sind in Fig. 3 drei Ansichten gegeben. An MANTELL's<sup>1</sup> Abbildung ist das Stück überhaupt nicht zu erkennen. Die Figur 3b) zeigt die Aussenseite der Scapula. An ihr kann man gut die Verbreiterung des oberen Endes und die ungeheure Breitenausdehnung des Unterrandes des Acromions erkennen. Dieser Fortsatz ist an der Scapula

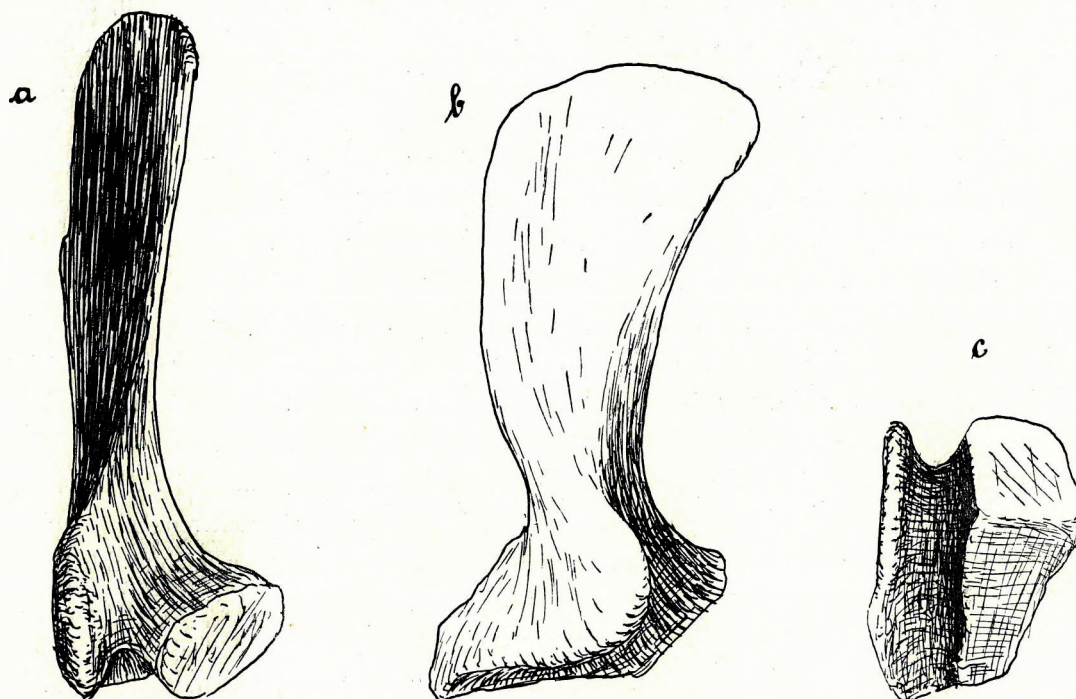


Fig. 3. Scapula von *Polacanthoides ponderosus* (ca.  $\frac{1}{4}$  d. nat. Gr.): a) von rückwärts; b) von aussen; c) von unten (verkleinert).

so weit herabgestiegen, dass er — ein einzeln stehender Fall — die Scapulo=Coracoidnaht erreicht hat. In einer anderen Abbildung 3a) sieht man denselben Knochen vom Glenoidalrand, also von rückwärts. Man erkennt die grosse, breite, flache Gelenkfläche für den Humerus und den rückwärtigen, gegen den Beschauer gerichteten Rand des Acromions; die dritte Abbildung 3c) gibt endlich die Ansicht des Knochens von der Coracoid=Naht aus gesehen. Der lange, schmale Vorsprung dieser Figur ist das Acromion, die helle Fläche die Fossa glenoidalis und die dunklere die Naht für das Coracoid. Zwischen dem Acromion und den beiden anderen Flächen kann man die das Acromion unten von der Scapula trennende Rinne erkennen, die gegen die Glenoidalfäche hin tief wird, gegen den Vorderrand der Scapula aber dermassen verflacht, dass der vordere untere Teil der Scapula von vorne aus betrachtet, den

<sup>1</sup> MANTELL, G. A.: Memoir on a portion of the lower jaw of *Iguanodon* . . .; Phil. Trans. Roy. Soc., London, 1841, Tab. X, Fig. 10.

Durchschnitt eines Daches zeigt, das auf der Coracoid-Naht aufrucht. Eine ausführlichere Beschreibung des zu dieser Scapula gehörenden Humerus soll an anderer Stelle gegeben werden. Beide Knochen zusammen bilden den Typus des von mir generisch schon in einer früheren Arbeit *Polacanthoides* genannten Tieres, für das ich jetzt die Speziesbezeichnung *ponderosus* in Vorschlag bringe.

## 5. Dermalossifikation.

An derselben Stelle, wo sich alle die bisher beschriebenen Stücke des Typus von *Struthiosaurus transsylvanicus* fanden, fand sich auch ein kleiner und dicker Hautknochen, der nur einem Dinosaurier angehören kann. Von den Dermalossifikationen der bei Szentpéterfalva gleichfalls vorkommenden Krokodile ist er ganz verschieden. Die Basis ist langgestreckt, mit einzelnen schwachen, unregelmässigen Furchen versehen und zeigt etwas hinter der Mitte ein grösseres Foramen. Der Querschnitt des Knochens ist jener eines Dreieckes, dessen drei Seiten fast gleich lang sind (Taf. II, Fig. 15).

Oben zeigt der Knochen einen scharfen, gegen vorne vermittelt einer schwachen Rundung niedriger werdenden, rückwärts steil abfallenden First (Taf. II, Fig. 16). An der steil abfallenden Region verbinden sich die beiden Flanken des Knochens durch eine Rundung, es entsteht also ein Kegelsegment, dessen Spitze dem höchsten Punkte des Firstes entspricht (Taf. II, Fig. 14). Die scharfen Kanten, welche an der Berührungsstelle von Basis und Flanken entstehen, zeigen einige grobe, stumpfe Kerben. Eine ganz gleiche Hautverknöcherung ist vom Ende des Schwanzes von *Polacanthus* bekannt geworden.

Die grosse Wichtigkeit dieses kleinen, unscheinbaren Stückes liegt darin, dass es auf die bepanzerte Natur des Siebenbürger *Struthiosaurus* hinweist.

## 6. Fragmente.

Die an der Fundstelle von *Struthiosaurus* gefundenen Fragmente umfassen das Fragment der Neurapophyse eines Wirbelbogens, ferner u. a. eine linke, grosse, abgeflachte Praezygapophyse. Diese scheint an ihrer Basis mit ihrem Gegenüber durch eine dünne Knochenbrücke verbunden gewesen zu sein und gehört wohl einem Halswirbel an, war aber vielleicht weniger einwärts gewendet, als am beschriebenen Halswirbel. Da sie auch grösser ist als die Praezygapophyse des beschriebenen Halswirbels, muss man sie für die Praezygapophyse eines weiter rückwärts gelegenen Halswirbels halten. Eine weitere rechte Praezygapophyse ist vielleicht um einen Gedanken kleiner als die rechte Praezygapophyse des beschriebenen Wirbels.

Ein weiteres, fragmentäres Stück entstammt wohl der Gaumenregion. Es ist unregelmässig gebaut und langgestreckt, da aber seine Lokalisation und Orientierung derzeit noch ganz ausgeschlossen ist, verlohnt es sich nicht dasselbe zu beschreiben.



### III. Der Typus *Struthiosaurus*.

#### 1. Zusammengehörigkeit von *Struthiosaurus* und *Crataeomus*.

Nach der Beschreibung der bei Szentpéterfalva an einer Stelle zusammen gefundenen Reste, die im Vorgehenden unbedenklich als von *Struthiosaurus transsylvanicus* stammend zusammengestellt wurden, fragt es sich, ob sie wirklich zusammen gehören. Zuerst scheint es zweckmässig die diesbezüglichen Argumente, dann die gegen diese Annahme sprechenden Gegenargumente gesondert zu erörtern.

In erster Linie spricht für die Zusammengehörigkeit der Reste die eigentümlich grob gefaserte Knochenoberfläche, die sich am Hinterhaupte, am Atlas, an allen Wirbeln und an der Scapula findet. Diese Oberflächenskulptur zeigt, dass die Muskulatur eine ungeheure Ausdehnung erlangte und dass sie am ganzen Skelett auffallend fest am Knochen angeheftet war. Sogar die auf der Dorsalseite der Rippe erwähnten kleinen Rosetten sind offenbar bloss als besonders starke Muskelansätze zu deuten. Da diese Oberflächenskulptur den bei Szentpéterfalva vorkommenden *Rhabdodon*-Knochen, den *Orthomerus*-Knochen und den *Titanosaurus*-Knochen fehlt, sie sich aber nur bei einer Reihe von Knochenresten findet, die knapp nebeneinander gefunden wurden, ferner zwei isolierte Wirbel charakterisiert, so spricht schon diese Ausserlichkeit für die Zusammengehörigkeit der Reste. Übrigens findet sich diese leicht erkennbare Skulptur auch auf der aus der Gosau stammenden Scapula von «*Crataeomus*» wieder.

Ein weiteres Argument dafür, dass die Stücke tatsächlich von einem Tiere stammen, ergibt sich aus ihrem anatomischen Bau. Am Hinterhaupt und an dem an ihm artikulierenden Atlas liessen sich sehr deutlich Spuren einer vogelartigen Hals- und Hinterhauptmuskulatur finden und derselbe Bauplan lässt sich durch das Vorkommen von Hyperapophysen und durch die Gestalt der Neuroapophyse für den rückwärtigen Halswirbel beweisen. Dieser Halswirbel ist wieder durch seine abgeflachte Form charakterisiert, er passt also recht gut zu der durch die Form der Rippe angegebenen, im allgemeinen gerundeten Form des Thorax. Ebenso gut passt er zu der abgeflachten, oder wenigstens nicht komprimierten Form der Schwanzwurzel, die sich aus der Gestalt des proximalen Schwanzwirbels ergibt.

Auf diese Weise gelangen wir zur Rekonstruktion eines, nur in der Lendenregion unbedeutend flacher, also harmonisch gebauten Tieres und dermassen ist bloss mehr die Scapula ein Knochen, der von anatomischem Standpunkt aus nicht unbedingt zu *Struthiosaurus* gehören muss; freilich spricht auch nichts gegen ihre Zuschreibung zum Skelette, wogegen die Tatsache, dass sich bisher ein Acromion

nur bei schwer gepanzerten und daher quadrupeden Dinosauriern fand, für deren Vereinigung mit den übrigen Resten und namentlich mit der Hautverknöcherung spricht.

Ein drittes Argument, das zum mindesten ebenso sehr, wie die schon erwähnten, für die Vereinigung aller der *Struthiosaurus* zugeschriebenen Reste spricht, ergibt sich aus analogen Funden. Ausser in Siebenbürgen haben sich auch in der Gosau mit einem *Struthiosaurus* genannten Cranium T-förmige Rippen gefunden, dann fanden sich ebendort als *Crataeomus* beschriebene Scapulae derselben Art, wie jene, die in Siebenbürgen gefunden wurden und endlich sind die Rumpfwirbel, die von SEELEY ebenfalls als *Crataeomus* beschrieben wurden, mit dem Siebenbürger Rumpfwirbel ident. Da nun *Crataeomus* ausserdem so, wie der siebenbürgische *Struthiosaurus*, ein gepanzertes Tier war, ist die Zusammengehörigkeit der Knochen wohl bewiesen. Für die Bepanzerung von *Struthiosaurus* sprechen die am Schädel des Siebenbürger Restes undeutlich, am «*Pleuropeltus-Praefrontale*» aber deutlich bemerkbare Felderung, ferner der Verschluss der oberen Schläfenöffnungen und das Vorkommen von Panzerplatten beim Siebenbürger Rest und bei jenen aus der Gosau. Noch auffallender ist, dass sich, wie schon betont wurde, an den aus der Gosau stammenden Resten sogar jene grobfaserige, auf Muskelansätze weisende Struktur findet, welche für die siebenbürgischen Stücke charakteristisch ist. Abgesehen von allen diesen Tatsachen, liegen auch aus dem Cambridge-Circensand und aus der unteren Kreide von Folkestone andre Dinosaurier-Reste vor, die einen ähnlichen Bauplan haben und mithin auf die Existenz eines gleichen Typus in England weisen. Diese sind die *Acanthopholis* genannten Reste.

Über das Verhältnis von *Struthiosaurus* (= *Crataeomus*) und *Acanthopholis* schrieb ich schon in 1902: «Der Schädel von *Struthiosaurus* ist nach demselben Typus gebaut, wie *Acanthopholis*. Der Unterkiefer *Crataeomus* zeigt ausgesprochen *Anoplosaurus*-artigen Habitus und weist auf die Stegosauriden hin. Die Rücken- und Schwanzwirbel von *Crataeomus* zeigen alle zahlreiche ceratopside Eigenschaften und dasselbe lässt sich auch von den *Crataeomus*-ähnlichen Schweifwirbeln von *Acanthopholis* konstatieren. Es sehen sich nicht nur die Halsrippen von *Hylaeosaurus* und *Crataeomus* ähnlich, sondern auch die Rumpfrippen von *Crataeomus* sind nach dem Muster von *Polacanthus* gebaut und die Ähnlichkeit von *Crataeomus* mit *Anoplosaurus* und *Nodosaurus* findet sich auch im Baue der mit starkem Acromion versehenen Scapula wieder.

Ziehen wir nun in Betracht, dass sich das Hinterhauptfragment von *Acanthopholis* zum Dentale von *Anoplosaurus* genau so verhält, wie das Hinterhauptfragment von *Struthiosaurus* zu dem Dentale von *Crataeomus*, dass ferner SEELEY selbst einer Vereinigung von *Crataeomus* und *Struthiosaurus* prinzipiell nicht abgeneigt ist, HULKE endlich seinerzeit schon für eine Vereinigung von *Acanthopholis* und *Anoplosaurus* gesprochen hat, so ist es wohl nicht gewagt, daraus die Konsequenzen zu ziehen und *Struthiosaurus* mit *Crataeomus*, *Acanthopholis* mit *Anoplosaurus* zu vereinen.»

Zu diesen in 1902 gemachten Bemerkungen wurde in 1923 hinzugefügt, dass seinerzeit von SEELEY unter dem Namen *Acanthopholis* auch Reste eines mit *Rhabdodon* verwandten Ornithopodiden beschrieben wurden, anderseits SEELEY aber mit *Anoplosaurus* zu *Acanthopholis* gehörende Stücke vereinigt hatte.

Als zu *Acanthopholis* gehörend wurden vor allem der «*Anoplosaurus*»-Unterkiefer und die «*Anoplosaurus*»-Scapula erkannt, wogegen einige *Acanthopholis*-Schwanzwirbel dem Genus *Anoplosaurus* zugeschrieben werden mussten. Durch diese Modifikation wird der bepanzerter *Acanthopholis* der



englischen Kreide noch *Struthiosaurus*-artiger als bisher und *Anoplosaurus* ein typischer, primitiver, bipeder Ornithopode.

Alle diese Erörterungen lassen keine Zweifel darüber übrig, dass wir die Gosau-Genera *Struthiosaurus* und *Crataeomus* zu vereinen haben und dass wir daher den Siebenbürger Rest nach den übrigen aus der Gosau bekannten Resten ergänzen dürfen.

Diese Feststellung ist für die Rekonstruktion wichtig, denn sie zeigt, dass *Struthiosaurus* in dieselbe quadrupede und schwer bepanzerte Dinosauriergruppe gehört, wie *Acanthopholis*, *Polacanthus*, *Hoplitosaurus*, *Panoplosaurus*, *Edmontonia*, *Ankylosaurus*, *Euoplocephalus*, *Hierosaurus* und *Scolosaurus*.

## 2. Neubearbeitung der Gosau-Reste.

Nach Konstatierung der Tatsache, dass die als *Struthiosaurus* und als *Crataeomus* beschriebenen Knochen von einer Tierart stammen, kann an eine Neubearbeitung der Gosau-Reste geschritten werden, denn diese kann den Ausgangspunkt einer Rekonstruktion abgeben und nach der Rekonstruktion und der Erörterung der Biologie des Tieres kann an seine systematische Einreihung geschritten werden.

Aus Wiener-Neustadt sind die Reste von drei *Struthiosaurus*-Individuen bekannt geworden, von denen SEELEY zwei mit verschiedenen Speziesnamen belegte; da ich aber in einer anderen Arbeit den Nachweis erbrachte, dass solchen Differenzen, wie sie SEELEY nachwies, oft nur geschlechtlicher Wert zukommt,<sup>1</sup> will ich SEELEY's Speziesbestimmungen fallen lassen und daher alle Reste zusammen *Struthiosaurus austriacus* nennen. Da sich für die Rekonstruktion allerdings die Notwendigkeit ergeben wird, die Reste auf die verschiedenen Individuen zu verteilen, gedenke ich das grösste Individuum als *A*, das mittlere, nur etwas kleinere als *B* und das viel kleinere als *C* zu bezeichnen.

Vergleiche der Grösse der Siebenbürger und der Wiener-Neustädter Reste zeigen, dass der Schädelrest «*Struthiosaurus austriacus*» dem *Struthiosaurus*-Exemplare *C*, das sogenannte «*Pleuropeltus*-Praefrontale» dem Exemplare *B*, der *Crataeomus*-Unterkiefer und die Reste der Quadrata hingegen wieder dem Exemplare *C* gehören. Auf die spezifischen Differenzen, die sich im Baue des Hinterhauptes von *Struthiosaurus transsylvanicus* und *Struthiosaurus austriacus* zeigen, wurde schon hingewiesen, auch jene Unterschiede wurden hinlänglich betont, die sich an den Scapulae dieser Tiere zeigen.

Durch den Vergleich der Siebenbürger und Wiener-Neustädter Reste wurde auch die Orientierung des von SEELEY als Coracoid von *Crataeomus lepidophorus* beschriebenen Stückes möglich und als nun dieser Knochen wegen seiner grobfaserigen Struktur der Scapula von *A* (= *Crataeomus Pavlowitschi*) gegenüber in die richtige Lage gebracht wurde, zeigte sich, 60 Jahre nach der Entdeckung der Stücke, dass sie aneinander passen.

Durch das Ankleben des in seinem Glenoidal-Teil gut erhaltenen Coracoids an die Scapula *A* wird die Glenoidalfläche fast komplett. Des weiteren zeigt sich, dass bei der natürlichen Orientierung des Knochens der oberste Teil der Scapula schräge gegen oben und rückwärts schaute, der mittlere Teil fast vertikal stand und sich das Coracoid so, wie bei *Scolosaurus*, in einem kühnen Bogen einwärts

<sup>1</sup> NOPCSA, FR.: Sexual Differences in Ornithopodous Dinosaurs; Palaeobiologica, Vol. II, Wien, 1929.

und so gegen die Mittellinie des Körpers wendete. Bei dieser Orientierung muss das Acromion der grösseren Scapula in unverdrücktem Zustande, so wie bei der kleineren, gegen den Humerus gerichtet gewesen sein. Die Längsachse der Glenoidalfäche der Scapula ist nicht in derselben Ebene gelegen, wie der über den Acromion liegende Teil des Scapula-Blattes, sondern schneidet dessen Ebene ungefähr in einem Winkel von 45 Graden. Die Wendung zwischen diesen beiden Teilen erfolgt in jener Region, in der sich auf der Aussenfläche das Acromion erhebt.

Auf die Unterschiede einzugehen, die sich namentlich zwischen der kleinsten und grössten Scapula zeigen, verlohnt sich deshalb nicht, da sie bloss auf Wachstumsvorgänge zurückzuführen sind. Es ist nämlich bei der mittलगrossen Scapula der konvexe Rand zwar viel stärker gebogen, als am viel kleineren Stücke, er scheint aber in seinem oberen Teile doch noch etwas weniger stark konvex zu sein, als am grössten Stücke.

Nunmehr kann an eine Erörterung jener Reste des *Struthiosaurus austriacus* geschritten werden, deren genaue Abbildung und Beschreibung schon von BUNZEL und SEELEY gegeben wurde.

a) **Schädelteile.** Recht erfreulich war ausser der Entdeckung der beiden Enden der Quadrata die Entdeckung eines Symphysenendes, das für den kleinsten *Crataeomus*-Kiefer C zu gross war und nicht zu *Rhabdodon* gehörte. Dieses wahrscheinlich *Struthiosaurus B* gehörende Stück zeigt, dass das Praedentale nur sehr schwach entwickelt war, dass wohl entwickelte Mentalzipfel fehlten und der kleine Knochen vertikal auf dem Dentale aufsass. Anbetracht der vielen und dicht bei einander stehenden Gefässöffnungen, die gerade dort unter der Ansatzstelle des Praedentale aus dem Dentale treten und die von den, an der Aussenfläche des Dentale auftretenden Foramina mentalia getrennt werden können, ist die Existenz eines eigenen Praedentale bei *Struthiosaurus* ziemlich sicher, doch wäre die Annahme der Existenz eines bloss hornigen Kieferüberzuges auch nicht von der Hand zu weisen. Diese Annahme lässt sich durch die Beobachtung unterstützen, dass mir auch bei *Tröodon* die Existenz eines Praedentale unwahrscheinlich erscheint und endlich ein Praedentale sogar bei *Sarcolestes* fehlt, der in dieselbe grosse Gruppe gehört, wie *Tröodon* und *Struthiosaurus*. Der Oberrand des Unterkiefers selbst fällt durch seine windschiefe Krümmung auf, die zur Folge hat, dass die rückwärts vertikal gegen unten gerichteten Alveolen bei fast gleichbleibender Breite des Kieferknochens vorne tiefer unten liegen und schräge gegen aussen schauen. So eine windschiefe Krümmung der Alveolen findet sich ausser bei *Struthiosaurus* nur an den Unterkiefern von *Acanthopholis* und *Sarcolestes* und in geringerem Masse auch an jenem von *Euoplocephalus* und *Stegosaurus* und alle diese Formen haben schwache, aber mit mehreren spitzen Zinken versehene Zähne (Fig. 4).

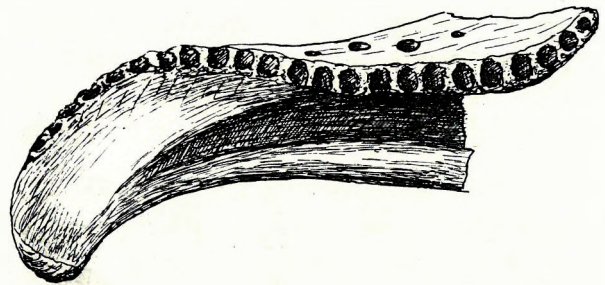


Fig. 4. Rekonstruktion des Unterkiefers von *Struthiosaurus austriacus* ( $\frac{2}{3}$  d. nat. Gr.).

Bei allen anderen Orthopoden, namentlich den pflanzenfressenden Ornithopodoiden (*Iguanodon*, *Trachodon*) und den wohl gleichfalls auf pflanzliche, aber festere Nahrung eingestellten Ceratopsiden fehlt diese windschiefe Krümmung und man kann daher, ohne einen Fehler zu riskieren, zwischen ihr und der Art der Nahrung einen Zusammenhang vermuten. Da die parallelen Zahnreihen der Ornithopodoiden unter den Säugetieren gerade bei den Pflanzenfressern ihr Analogon haben, ist man berechtigt, auch einen Auf-



schluss über die Funktion des windschief gekrümmten Kiefers einiger Thyreophoroiden bei den Säugern zu suchen. Interessanterweise findet sich nun eine windschief gekrümmte Alveolarreihe leicht angedeutet bei *Galaeopithecus*.

Der Unterrand des Dentale fällt dadurch auf, dass er sich stark einwärts wendet und eine grosse horizontale Fläche bildet.

Auch über die Zähne von *Struthiosaurus* liegen neue Beobachtungen vor. Wie schon SEELEY in seiner Beschreibung im Jahre 1881 betonte, macht der grösste Teil der Zähne des Materials der Wiener Universität ausgesprochen den Eindruck, als ob sie in einer ätzenden Flüssigkeit gelegen wären. Neue Beobachtungen lassen diese scheinbare Korrosion als Abnutzungsschliff erkennen, denn er findet sich auch an fast bis auf die Zahnwurzel abgekauten Zähnen von *Rhabdodon* aus der Kreide Siebenbürgens.

Diese Beobachtung ist von Bedeutung, denn sie lässt erkennen, dass die von SEELEY als «*Crataeomus*» charakterisierten Zähne gerade nicht charakteristisch sind. Allerdings sind sie von dem von

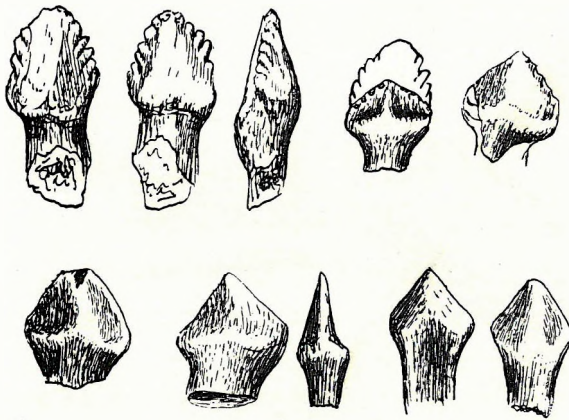


Fig. 5. Zähne von *Struthiosaurus austriacus* in verschiedenen Abnutzungsstadien (alle vergrössert).

mir unter dem Namen *Leipsanosaurus* beschriebenen Zahn dermassen verschieden, dass eine generische Trennung ganz berechtigt schien. Merkwürdigerweise hat nun SEELEY aber in dem Material der Wiener Universität gerade einen Zahn übersehen, dessen Krone erst ich vom Gestein reinigte und der sich von dem SEELEY'schen Typus ziemlich unterscheidet. Die Unterschiede laufen im allgemeinen darauf hinaus, dass Züge, die in den von SEELEY abgebildeten Zähnen eben nur angedeutet sind, hier recht ausgesprochen erscheinen. Der neue Zahn unterscheidet sich von den anderen vor allem durch einen gut ausgeprägten, vertikalen Mediankiel, dann durch vier

Kerben, die am Rande des Zahnes auftreten. An einem Rande sind die Kerben tief und napfförmig, an dem gegenüber liegenden Rand aber nur schwach erhalten. Endlich unterscheidet sich dieser Zahn von den anderen durch das unterhalb und lateral des Mediankiels befindliche starke Cingulum, das die Wurzel von der Krone trennt. Durch dieses Cingulum erreicht der Zahn linguo-labial eine recht beträchtliche Dicke. Auf der dem Kiele gegenüber liegenden Seite zeigt die Krone zwei steil stehende Kauflächen, durch welche der obere Teil der Krone abgeschliffen und dabei linguo-labial verdünnt wurde.

Durch seine relative Dicke, den Mediankiel, sein starkes Cingulum und die stärkeren Kerben erinnert dieser Zahn nicht unbedeutend an jenen von *Leipsanosaurus* und vergegenwärtigt man sich noch, dass bei noch geringerer Abkautung die Krone noch höher wäre und auch alle anderen bei diesem Zahne stärker, als bei den abgekauten hervortretenden Eigenschaften noch besser zur Geltung kämen, dann sieht man, dass dieser noch wenig abgeschliffene Zahn einen Übergang zwischen dem von SEELEY beschriebenen Typus und jenem bildet, den ich *Leipsanosaurus* nannte. Da nun auch die von SEELEY abgebildeten Zähne sehr verschiedene Abnutzungsstadien zeigen, durch welche schliesslich die denkbar weitestgehenden formlichen Unterschiede erzielt werden, scheint es nicht gewagt, auch den von mir seinerzeit als *Leipsanosaurus* beschriebenen Zahn mit *Struthiosaurus* zu vereinen.

Diese Vereinigung lässt es angebracht erscheinen, in Figur 5 die verschiedenen Abnutzungsstadien der Zähne von *Struthiosaurus* nebeneinander zu stellen. Die Kauflächen sind auf der ersten und vorletzten Abbildung klar erkennbar.

Da die Kauflächen fast parallel zur Längsachse der Zähne liegen und jeder Zahn zwei Kauflächen aufweist, zeigt dies nicht nur, dass die Kiefer bloss vertikal gegeneinander bewegt wurden, sondern auch, dass die Zähne des Ober- und Unterkiefers alternierend ineinander griffen, was eine palinale Kieferbewegung ausschliesst. Alles dies zeigt, dass die Nahrung bloss zerschnitten, nicht aber zerrieben wurde und dies ist für die Beurteilung der Beschaffenheit der Nahrung gleichfalls wichtig.

Diese Zusammenstellung der verschiedenen Zahntypen ist wichtig, denn sie zeigt, zu welchen

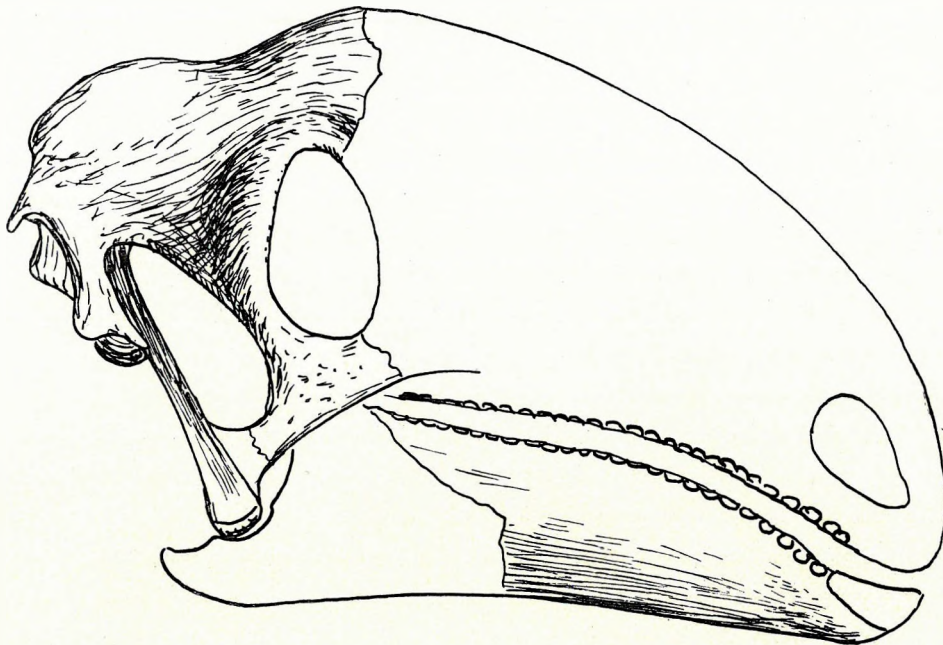


Fig. 6. Schädelrekonstruktion von *Struthiosaurus* (1/2 d. nat. gr.).

Irrtümern es führen kann, wenn man der Form der Zähne der mit *Struthiosaurus* verwandten Tiere allzuviel Gewicht beilegt.

Aus dem aus Siebenbürgen bekannten Hinterhaupt und dem Dentale der Gosau kann man den *Struthiosaurus*-Schädel rekonstruieren. Der rückwärtige Abstand der Gelenkflächen des Unterkiefers voneinander wird durch die Lage der Quadrata gegeben und dürfte zirka 10 cm betragen haben. Im mittleren Teile nähern sich die Alveolarreihen, wie aus dem Dentale ersichtlich, auf zirka 5 cm und vorne treten sie wieder weiter auseinander. Ihr Maximalabstand steigt hier auf 10 cm. Ganz vorne konvergieren sie am Kieferende, einen Bogen bildend, gegen einander. Es entsteht auf diese Weise eine vorne ziemlich abgerundete Schnauze, deren Ende allerdings durch das fehlende Praedentale gebildet wurde. Dessen Form kann die Rundung des vordersten Teiles beeinflusst haben, denn bei der Annahme eines länglichen Praedentales bekommt man ein eher zugespitztes Ende, man kann aber auch ein rundes Ende annehmen.



Für die Gesamtlänge des Schädels und daher auch für das Profil des vorderen Schädelabfalles ist diese Dimension zwar relativ wichtig, aber doch nicht von entscheidender Bedeutung. Hinter den Orbita und schräge vor und oberhalb der Artikulation des Kiefers wird der Schädel beinahe 16 cm breit, da aber die Orbita vor- und auswärts schauen, war der Schädel vor den Orbita offenbar wieder schmaler. Dies ist ja schon aus der Distanz der beiden Alveolarreihen zuvor erschlossen worden. Oberhalb der Zähne und vor den Orbita war der Schädel nicht viel mehr, als 9 cm breit. Da sich auch die Praefrontalia vor den Orbita abwärts gegen die Schädelseite senken, kommen wir auf jeden Fall zu einem lateral komprimierten Gesichtsteil. Da sich die Alveolen des Unterkiefers vorne auswärts wenden, man daher dasselbe für jene des vorderen Endes des Oberkiefers erwarten darf, liegt kein besonders zwingender Grund vor, einen stark verbreiterten Ober- und Zwischenkiefer anzunehmen, wohl ist aber eine schwache Verbreiterung des Kiefers vorne gut motivierbar. Dass die wahrscheinlich kleinen Nasenöffnungen am Schnauzenende lagen, lässt sich aus den Beobachtungen an anderen Thyreophoren erschliessen (Fig. 6).

In seinem allgemeinen Habitus schliesst sich der Schädel von *Struthiosaurus* noch am besten jenem von *Edmontonia* an; ein Unterschied ergibt sich aber aus der dünneren Entwicklung des Jugale und des postorbitalen Bogens, aus der relativen Schmalheit der oberen Schädelregion, dem steileren Gesichtspröfil und dem leichter gebauten Kiefer. Das auffallend hohe Gesichtspröfil hat *Struthiosaurus* mit *Panoplosaurus* aus Kanada, ferner mit *Psittacosaurus* und *Protoceratops* aus der Mongolei gemeinsam. Eine Verschmälerung des praeorbitalen Schädelteiles findet sich ausser bei *Struthiosaurus* noch bei *Iguanodon* und *Psittacosaurus*, aber auf die Wichtigkeit aller dieser Züge soll erst im systematischen Teil der Arbeit zurückgegriffen werden.

b) **Wirbel und Rippen.** Der aus der Gosau bekannte Halswirbel von *Crataeomus* erinnert im wesentlichen an den siebenbürgischen, leider ist er aber stark zerdrückt. Immerhin ist die Lage der einen fast quadratischen Querschnitt aufweisenden Neurapophyse dieselbe, wie beim Siebenbürger Rest und zwischen den Postzygapophysen zeigt sich derselbe, tief reichende Spalt. Das Wirbelcentrum ist bei beiden schwach bikonkav. Unterschiede sind darin bemerkbar, dass der ganze Neuralbogen beim Gosau-Stück höher ist, dass die Parapophyse bis zur neurocentralen Suture emporgerückt ist und die Neuralplattform schmaler und mehr in die Länge gezogen erscheint. Dabei ist aber dennoch der ganze Wirbel um ein ganz beträchtliches kürzer, als beim Siebenbürger Exemplar. Diese Unterschiede zeigen, dass der Gosau-Wirbel in der Halsserie weiter rückwärts lag als der Siebenbürger Wirbel.

Von noch weiter rückwärts stammt jener Gosau-Wirbel, der sehr schematisch von BUNZEL (Fig. 10 und 24) abgebildet wurde und deshalb interessant ist, weil seine Parapophyse zwar etwas oberhalb, aber noch seitlich des Neuralkanals liegt und die Ansatzfläche des Tuberculum der Rippe nicht am Ende der Diapophyse, sondern als eine Grube an der etwas aufgetriebenen Unterseite der Diapophyse liegt. Sie befindet sich genau am distalen Ende der die Diapophyse unten unterstützenden vertikalen Strebe. Diese Strebe beginnt als gut ausgesprochener, gerundeter Rücken genau oberhalb der Parapophyse und zieht, sich verflachend, zu der Gelenkfläche des Tuberculum. Die Diapophyse selbst liegt bei diesem Wirbel, wie beim vorhergehenden, horizontal. Dieser Wirbel ist der einzige der ganzen Serie, der eine gut erhaltene Neurapophyse zeigt. Sie ist an ihrer Basis plattenförmig und dünn, trägt aber am oberen Ende einen starken longitudinalen Wulst. Leider ist auch bei diesem Wirbel das Centrum vollkommen zerdrückt.

Ungefähr aus derselben Körperregion, wie der Rückenwirbel von *Struthiosaurus transsylvanicus*, stammt der nach einander von BUNZEL und von SEELEY abgebildete und relativ gut erhaltene Wirbel. Durch die ausgesprochene Aufwärtsrichtung seiner Diapophysen, seinen höheren Neuralbogen und die etwas höhere Lage seiner Parapophyse ist er von den beiden anderen bisher besprochenen Gosau-Wirbeln leicht unterscheidbar. Wegen ihrer Grösse gehören alle diese Stücke zum Individuum A oder B. Ein kleinerer, von SEELEY gleichfalls beschriebener Rückenwirbel stammt von C.

Da die auf drei verschieden grosse Exemplare weisenden Schwanzwirbel von *Crataeomus* schon von SEELEY und BUNZEL ausführlich beschrieben wurden, genügt es hier auf jene Züge zu weisen, durch welche die aus der Gosau bekannten vorderen, mittleren und distalen Schwanzwirbel dieses Tieres an jene von *Acanthopholis* erinnern. Der vorderste zeigt noch eine dicke Neurapophyse. Bei den aus der Schwanzmitte stammenden Wirbeln sind eine namentlich in der Wirbelmitte tiefe, schmale, basale Rinne und jederseits zwei in der oberen Hälfte des Centrums liegende, gut markierte, longitudinale Kiele zu erwähnen. Der Neuralbogen dieser Wirbel ist schon schwach und hat zwar noch gut entwickelte Flanken, sein oberer Teil bildet aber nurmehr ein sich in die Zygapophysen fortsetzendes Dach; eine höhere Neurapophyse fehlt.

Noch stärker werden die unteren longitudinalen Kiele des Centrums bei den noch weiter rückwärts liegenden, etwas verlängerten Wirbeln, doch fehlt hier der zweite, oberhalb von ihnen verlaufende, schwächere Längskiel. Bei diesen Wirbeln ist der Neuralkanal schon sehr klein, sein Bogen bildet nurmehr ein schmales, auf den viel breiteren Wirbelkörper aufgesetztes, kleines Dach. Der Querschnitt des Schwanzes war also rund. Da die Höhe und Breite dieser Wirbel viel geringer ist, als bei den vorhergehenden Wirbeln, die Länge aber dieselbe bleibt, scheinen diese Wirbel verlängert. Von der basalen Rinne ist nur mehr ein schwacher Eindruck übrig. Die Centra dieser Wirbel sind etwa gleich breit wie hoch und fast biplan. Vollkommen biplan werden die Schwanzwirbel noch weiter rückwärts. Bei diesen noch weiter rückwärts liegenden Wirbeln wird der Neuralbogen noch niedriger und bedeckt nur mehr die Wirbelmitte. Wo das Rückenmark nicht vom Neuralbogen bedeckt ist, also am vorderen und rückwärtigen Ende des Wirbels senkt sich der Neuralkanal etwas in das Centrum, weshalb dessen im allgemeinen kreisförmige Gelenkfläche oben einen gut ausgesprochenen, gegen unten konvexen Einschnitt zeigt. Eine weitere Eigentümlichkeit dieser Wirbel ist, dass die Haemapophyse zuweilen mit dem rückwärtigen Wirbelende verknöchert. So eine Verbindung ist ausser bei *Acanthopholis* auch bei *Scolosaurus* und *Dyoplosaurus* bekannt. Die hintersten, fast zylindrischen Wirbel, die nur unbedeutend kürzer sind als die mittleren, haben die Tendenz zu koossifizieren. Sie zeigen dorsal und ventral eine Furche; die eine wird am Ende eines jeden Wirbels durch die Rudimente der Neurapophyse bedeckt, die andere lateral durch die rudimentären Seitenteile der Haemapophysen begrenzt. Die letzteren sind am hinteren und unteren Ende des vorhergehenden Wirbels angewachsen, greifen aber auch auf den unteren Teil des vorderen Endes des folgenden Wirbels über und legen sich dem fest an. Diese Verknöcherungstendenz kennt man auch bei *Acanthopholis* und *Hylaeosaurus*.

Über die aus der Gosau bekannte Halsrippe von *Struthiosaurus*, die stark an die Halsrippen von *Hylaeosaurus* erinnert, ist nichts neues zu berichten. Über die Rumpfrrippen von *Struthiosaurus* gibt das Wiener Material neuen Aufschluss. Ausser einer grösseren Zahl nichtssagender Fragmente und mehreren grösseren Rippenstücken des einen grösseren Exemplars (B?), liegen von C drei ziemlich gut erhaltene Rippen vor. Bei zwei Stücken ist das proximale Ende erhalten.



Bei der kleinsten Brustrippe liegen Capitulum und Tuberculum nicht in einer Ebene, sondern es liegt, etwa wie bei der Halsrippe, das Capitulum weiter vorne. Diese Rippe zeichnet sich ausserdem durch ein lateral auffallend komprimiertes Capitulum und ein noch recht gut abstehendes Tuberculum aus. Jenseits des Tuberculums zeigt diese Rippe dorsal eine beträchtliche Verbreiterung, die ihr einen T-förmigen Querschnitt verleiht. Diese 1 cm breite Verbreiterung erstreckt sich bloss 6 cm weit und jenseits dieser Stelle stellt sich allmählich, wie bei der Halsrippe, ein hochovaler Querschnitt ein. Wegen dieses Querschnittes und der gegenseitigen Lage von Capitulum und Tuberculum muss man diese Rippe wohl für eine der vordersten Brustrippen halten. Ein anderes, langes Rippenfragment der gegenüber liegenden Körperseite, dem aber beide Enden fehlen, ist ähnlich gebaut, doch ist die dorsale Verbreiterung schon 1·2 cm breit. Ein drittes Stück ist noch breiter (1·5 cm) und zeigt, da sich die dorsale Verbreiterung auf der rückwärtigen Seite der Rippe etwas weiter hinabzieht, als an der anderen, eine Tendenz, sich in eine Rippe mit Γ-förmigem Querschnitt zu verwandeln. Bei einer grösseren Rippe, deren verdicktes Distalende erhalten ist, ist dieser Γ-förmige Querschnitt ebenso gut entwickelt, wie am Siebenbürger Stück und es zeigt sich auf diese Weise, dass die Siebenbürger Rippe eine rückwärtige Brustrippe ist.

c) **Becken.** Wichtig ist, dass die histologische Untersuchung der zwei sog. Rippen von «*Pleuropeltus*» endgültig den Beweis erbrachte, dass auch diese Stücke zu *Struthiosaurus* gehören. So wie die Rippen von *Crataeomus*, sind auch die als *Pleuropeltus* und als *Rhadinosaurus* beschriebenen Stücke alle durch dicht stehende, im allgemeinen elliptische bis unregelmässige, rundliche Haversische Systeme charakterisiert, welche den primären lamellaren Knochenbau im Innern des Knochens vollkommen verdrängt haben. An einigen Rippen lassen sich zwei Generationen Haversischer Systeme unterscheiden, hingegen ist bei den *Pleuropeltus*- und *Rhadinosaurus*-Stücken deutlich nur eine Generation vorhanden. Derselbe Mangel sekundärer Haversischer Systeme charakterisiert nun aber auch die Rippenhistologie des siebenbürgischen *Struthiosaurus*, bei dem auch weniger Haversische Lamellen entwickelt sind und deshalb kann man diesen Mangel einer zweiten Generation Haversischer Systeme bei einigen Gosau-Exemplaren als Jugenderscheinung deuten.

Entgegen meiner noch vor Jahren geäusserten Ansicht, können die *Pleuropeltus*-Stücke wegen ihrer enormen Grösse allerdings nicht Lendenrippen von *Struthiosaurus* sein, sie müssen daher eine andere Lage im Skelette haben: derart können die zwei, wie schon SEELEY in 1881 hervorhob, von den gegenüberliegenden Körperhälften stammenden Stücke nur zum Becken- oder Schultergürtel gehören. Für Schultergürtelteile können diese Knochen schon deshalb nicht gehalten werden, weil Coracoidea ausgeschlossen sind und die Schulterblätter bekannt sind und im Becken können die Stücke wegen ihrer flachen Form nur als Ilia gedeutet werden. Tatsächlich passt nun ihre Form glänzend zu dieser neuen Deutung. Gerade bei *Ankylosaurus*, der ja, wie *Struthiosaurus*, ein stark bepanzertes Tier war, findet sich ein langer und horizontaler praeacetabularer Ilium-Teil und halten wir daran fest, dass sich bei *Omosaurus* der Medianrand des praeacetabularen Teiles rückwärts gegen die Körpermitte ausdehnt, dann können wir sofort in der von SEELEY als zum Rippenkopf gehörig angesehenen, absteigenden Verdickung der *Pleuropeltus*-Rippe die zu dem Tuber pubis führende Verdickung des Iliums erblicken. Die Längsachse der Basis dieser Verdickung ist schräge zur Längsachse des Knochens orientiert und zwar so, dass sie am gerundeten Rande des Knochens weiter vorne liegt als am anderen. Auch dies passt zu der Natur des Tuber pubis glänzend und aus dieser Orientierung ergibt sich dann von selbst, dass der über den

Tuber pubis reichende, flache Teil die vom Acetabulum abgesprungene obere Compacta darstellt. An dem verdickten, von Sehnen durchfurchten Rand erkennen wir auf diese Weise den Aussenrand des Iliums. Hier setzte vielleicht ein *Musc. sartorius* an. Am vorderen Ende des Knochens sieht man an jenem Rande des rippenartigen, dünnen Fortsatzes, der nach unserer neuen Deutung dem Innenrand entspricht, zwei rauhe Vertiefungen, die ausgezeichnet als Ansatzstellen von Lendenrippen gedeutet werden können. Sie weisen darauf, dass der vorderste Teil des Iliums daher sehr schmal war.

Da sich auf der unteren Fläche des besser erhaltenen Ilium-Stückes etwa 5 cm vor der zur Entstehung des Tuber pubis führenden Verdickung und ungefähr 5.5 cm vom äusseren Rand ein, in BUNZEL's Abbildung angedeuteter, ausgedehnter, flacher, aber gut sichtbarer Muskelansatz findet, welcher der Ansatzstelle des *Musc. puboischiofemoralis internus* entspricht, wird die Deutung der «*Pleuropeltus*-Rippen» als Ilium-Teil zur Gewissheit. *Struthiosaurus*, der sich durch seinen komplexen Panzer und seine grosse, mit einem Acromion bewehrte Scapula stark an *Ankylosaurus* nähert, hatte auch ein *Ankylosaurus*-artiges aber vorne viel schmäleres Ilium.

Ein anderer Knochen, vor dessen Vereinigung mit *Struthiosaurus* ich namentlich nach der Bestimmung der Ilium-Fragmente gezögert hätte, ist das von SEELEY als Femur von *Rhadinosaurus* beschriebene und früher schon von BUNZEL abgebildete Stück. Die Vereinigung mit *Struthiosaurus* erfolgte, wie schon erwähnt, auch wegen dessen Histologie. HUENE wies schon im Jahre 1901 darauf, dass die sog. Femora von *Rhadinosaurus* den gleichen Bau zeigen, wie ein isolierter, aber mit seinem distalen, hufeisenförmigen Ende überlieferter, gar nicht Femur-artiger Knochen des Woodwardian Museums, den er für ein stabförmiges Ischium hielt. Später konnte ich an dem besseren Materiale von *Stegosaurus priscus* den Nachweis erbringen, dass es sich bei dem Knochen des Woodwardian Museums um eine Pubis handelte. Obzwar nun die «*Rhadinosaurus*-Knochen» nur Fragmente sind, sind an ihnen glücklicherweise gerade jene Tuberositäten erhalten, welche die von mir untersuchten Pubes von *Stegosaurus priscus* charakterisieren. Diese Tuberositäten kommen dadurch zustande, dass sich ein, von einem Wulste begleiteter Eindruck etwas spiralg um den Knochen herumzieht. Die sog. «*Rhadinosaurus*-Femora» sind daher Pubes von *Struthiosaurus*.

Aus den bei *Stegosaurus* und *Kentrurosaurus* bekannten Angaben lässt sich nun noch folgern, dass der dickere Teil der Pubes von *Struthiosaurus* dem mehr distal gelegenen Ende entspricht und es hatte also derart das Pubis von *Struthiosaurus* wenigstens 25 cm Länge, was eine ganz erhebliche Länge ist. Auf die systematische Wichtigkeit einer langen *Stegosaurus*- oder *Scelidosaurus*-artigen Pubis bei *Struthiosaurus* soll eigens zurückgegriffen werden.

d) **Extremitäten.** Über die Extremitätenknochen von *Struthiosaurus* ist nicht viel zu sagen. Beim Femur war die obere Gelenkfläche so, wie bei *Nodosaurus*, *Hoplitosaurus* und *Polacanthus*, vorwiegend auf die vordere Femurfläche verlegt und ihre Lage weist zusammen mit der wenig gerundeten und gegen rückwärts schauenden, distalen Trochlea darauf, dass der Femur normal schräge gegen unten und sehr stark gegen vorne gerichtet war. Ähnliches ist schon von *Nodosaurus* und den übrigen verwandten Formen angegeben worden. Da der ganze Femur viel schlanker ist als bei *Polacanthus*, *Nodosaurus*, *Hoplitosaurus*, oder gar *Ankylosaurus*, zeigt er, dass *Struthiosaurus* noch immer auf einer viel primitiveren Stufe stand, als diese, in deren Entwicklungsreihe er sonst gehört. Die relativ schwache Entwicklung des grossen und kleinen Trochanter weist auf eine schwache Entwicklung des *Musc.*



iliofemoralis externus und des Musc. iliotrochantericus. Auffallend ist die auf SEELEY's Abbildung klar erkennbare, stark entwickelte Linea aspera auf der vorderen, resp. oberen Fläche des Femurs, welche in der zwischen dem Condylus und dem Trochanter minor befindlichen Grube beginnt und gegen unten schwächer werdend, sich auf den beiden oberen Dritteln des Femur nachweisen lässt. Es kann dies eventuell als Ansatzstelle eines starken M. femorotibialis gedeutet werden, der seinen Ansatz hoch hinauf verlegte. Dies weist auf eine in normaler Weise sehr starke Flexur des Knies. Der Trochanter quartus ist schwach. Ein Vergleich der übrigen Extremitätenknochen von *Struthiosaurus* mit den erst nach SEELEY's Bearbeitung der *Crataeomus*-Reste bekannt gewordenen Knochen der Ceratopsiden und Stegosauriden führt zu anderen Bestimmungen dieser Teile als bei SEELEY. SEELEY's rechter Humerus von *Struthiosaurus lepidophorus* zeigt sich bei umgekehrter Lage als linke Tibia; was SEELEY für die rechte Tibia von «*Crataeomus Pavlowitschi*» hielt, ist eine linke Ulna, an deren unterem Ende aussen dieselbe Rauhgigkeit auftritt wie bei *Triceratops*, und die sogenannten Tibiae von «*Crataeomus lepidophorus*» entpuppen sich als Radien.

Wahrscheinlich sind alle diese Knochen jenem *Struthiosaurus*-Exemplare zuzuschreiben, von dem die mittlere Scapula vorliegt und die unrichtigen Bestimmungen SEELEY's ergeben sich aus dem schlechten Erhaltungszustand der Knochen. Diese Knochen zeigen immerhin, dass die Tibiae relativ kurz und die vordere Extremität stark war; letzteres wurde übrigens schon aus dem Baue der Scapula erschlossen. Über die einzige überlieferte Klaue ist nichts Neues zu berichten und es genügt daher der Hinweis, dass sich strumpfe, dicke Klauen bei *Panoplosaurus* und *Scolosaurus* finden.

e) **Panzerplatten.** Die interessantesten Reste der Wiener Exemplare von *Struthiosaurus* sind die Panzerplatten, die das Tier schützten. Wichtig ist vor allem, dass sich von jenem Typus, den wir den vierten nennen werden, dicke und grosse, dann dünnere, etwas kleinere und endlich ganz kleine Stücke fanden. Da auch drei Scapulae vorliegen, zeigt dies, dass Panzer Elemente von drei verschiedenen grossen Exemplaren von *Struthiosaurus* überliefert sind und bei der Orientierung der Stücke darf man sich daher in keiner Weise an ihre Grösse, vielmehr nur an ihre Form halten. In Bezug auf Form kann man sechs Typen unterscheiden:

1. ein sehr grosses, fast an die Ceratopsiden gemahnendes Horn,
2. drei, aus mehreren Dermalossifikationen und tiefer liegenden Verknöcherungen zusammengesetzte Platten,
3. zwei tief ausgehöhlte, lateral komprimierte Platten,
4. sechs gekielte, gegen das eine Ende ansteigende, dachförmige Platten, die von verschiedenen Individuen stammen,
5. sieben ovale, unten konvexe, oben longitudinal gekielte, asymmetrische Platten,
6. dünne, flache, mit einer kleinen medianen Verdickung versehene Platten.

1. Das von SEELEY abgebildete Horn, das offenbar von dem grössten *Struthiosaurus*-Exemplar A stammt, sitzt einer unten konkaven, etwas unregelmässig viereckigen Fläche auf, deren Längsseiten gegen das eine Ende etwas konvergieren. Da bloss die breitere Schmalseite eine Bruchfläche zeigt und die drei anderen Seiten natürliche, glatte Grenzen sind, die keine Suturen zeigen, kann das Horn nicht vom Schädel eines Ceratopsiers stammen. Das Horn selbst hat einen unregelmässigen, ovalen Querschnitt und ist etwas gekrümmt. An der konkaven Seite dieser Krümmung ist an der Basis des Horns eine

niedrige Leiste erkennbar, ferner ist eine stärkere Krümmung des Querschnittes an der konvexen Seite vorhanden. Eine diese beiden gegenüber liegenden Punkte verbindende Querachse bildet mit der Längsachse des ovalen Hornquerschnittes einen spitzen Winkel. Wegen seines asymmetrischen Baues muss man dieses Horn, mit seinem Gegenüber zu einem Paar ergänzt, anderswo als am Schädel lokalisieren. Da die Basis gegen die Schmalseite konkav ist und die starke Entwicklung und grosse Dicke der knöchernen, über das Horn weit hinausragenden Hornbasis Hals und Schwanz wohl ausschliesst, kann man nur an die Lendenregion oder, nach Analogie von *Scelidosaurus*, an die Schulterregion des Tieres denken.

2. Der zweite Typus der Dermalplatten ist komplizierter als der erste. Es liegen zwei recht vollständige und ein drittes, fragmentäres Stück vor. Wegen der Grösse der Stücke, die jener der noch zu besprechenden, mittelstarken Platten des vierten Typus entspricht, glaube ich, dass diese Stücke vom Individuum *B* stammen. Die zwei besser erhaltenen Stücke zeigen im allgemeinen gleichen Bauplan, doch weisen kleine Unterschiede, namentlich Unterschiede bezüglich der Breite, auf ihre segmentäre Anordnung hin. Am besten ist das schmalste Stück (Taf. IV, Fig. 4, 5) erhalten. Es besteht aus einer langgestreckten, flachen, knöchernen (thekalen?) Basis, die oben mit knotenartigen (epithekalen?) Ossifikationen bedeckt ist und an ihrem einen Ende eine flache, mit ihrer Schneide gegen rückwärts und etwas gegen aussen gerichtete (gleichfalls epithekale?) Platte trägt. Am anderen Ende ist ein geschwungener, lateral stark komprimierter und mit scharfen Rändern versehener (epithekaler) Stachel aufgesetzt. Da die Zugehörigkeit der Spitze dieses Stachels zu der Basis dieses Stückes erst nach SEELEY's Bearbeitung der Gosau-Dinosaurier entdeckt wurde, ist auf Taf. IV, Fig. 4, 5 eine Abbildung des nunmehr vollständigen Stückes gegeben. Unterhalb des Stachels ist die Basisplatte etwas ausgehöhlt und etwas konkav. Die am anderen Ende befindliche Platte mit gegen rückwärts und aussen gerichteter Schneide ist unten gegen vorne so abgeschrägt, dass sie sich mit ihrem Rand auf eine eventuell hinter ihr folgende, aber grössere gleiche Platte auflegen konnte.

So merkwürdig auch auf den ersten Blick das Auftreten einer tiefer liegenden Verknöcherung und ihre Koossifikation mit kleinen Hautverknöcherungen erscheinen mag, so wirkt diese Erscheinung gleich nicht mehr befremdend, wenn man bedenkt, dass bei *Brookesia* etwas gleiches vorkommt. Durch SIEBENROCK's Beschreibung sind wir ausgezeichnet über jenes, sich an die Wirbel anheftende, komplizierte Sparrenwerk von subkutanen Knochen unterrichtet, das bei dieser Form namentlich die Rücken- und Kreuzbein-Wirbel verziert. Ebenso wie beim *Struthiosaurus* aus der Gosau, trägt auch bei *Brookesia* dieses Sparrenwerk hervorragende Tuberkeln.

Das Vorkommen von zwei Lagen von Hautverknöcherungen bei *Struthiosaurus* kann als Beleg für die Richtigkeit der von VERSLUYS<sup>1</sup>, VOLKER<sup>2</sup> und HAY<sup>3</sup> vertretenen Ansicht gelten, dass auch der Schildkrötenpanzer aus einer tieferen, thekalen und einer höheren, epithekalen Panzerlage entstand. Allerdings muss man in so einem Fall, im Gegensatz zu der von mir in 1924 vertretenen Ansicht<sup>4</sup> auf eine Homologisierung der Rippenplatten der Schildkröten und der unter dem Schulterblatte liegenden Rippen-

<sup>1</sup> VERSLUYS, J.: On the phylogeny of the carapace and on the affinities of the Leathery-Turtle; Rep. Brit. Ass. Adv. of Science, Birmingham, 1913.

<sup>2</sup> VÖLKER, H.: Zur Stammesgeschichte des Schildkrötenpanzers; Naturwiss. Wochenschrift, vol. XXIX, Jena, 1914.

<sup>3</sup> HAY, O. P.: Further consideration of the shell of *Chelys* and of the constitution of the armour in Turtles in general; Proc. U. S. National Museum, vol. LXXIII, Washington, 1928.

<sup>4</sup> NOPCSA, FR.: *Kallokibotium*, a primitive Amphichelydean Tortoise; Palaeontologia Hungarica, vol. I, Budapest, 1924.



platten von *Diadectes* verzichten. Namentlich wegen des stegocrotaphen Schädelbaues beider Gruppen, ferner aber auch wegen ihres ähnlichen Quadratoms fällt einem so ein Verzicht allerdings schwer.

Das zweite zusammengesetzte Panzerstück ist leider nur fragmentär erhalten, es dürfte aber ähnlich gebaut gewesen sein, wie das erste. Da an ihm die beiden, den komprimierten Stachel begrenzenden Schneiden in einem Winkel von 40 Grad aneinander treten, wogegen dieser Winkel beim schmäleren Stücke kaum 30 Grade beträgt, kann man darauf schliessen, dass die Basis dieses Stachels und wohl auch der tuberkelbesetzte Teil breiter waren. Für die Richtigkeit so einer Annahme spricht das dritte Stück (Taf. IV, Fig. 3), bei dem der spitze Winkel des Stachels 60 Grade beträgt und die tuberkelbesetzte Zone doppelt so breit ist als beim schmalen. Leider ist das dritte Stück derzeit durch Gebirgsdruck so deformiert, dass der grosse Stachel fast in derselben Ebene liegt, wie der tuberkelbesetzte Teil. Hebt man ihn in der durch das schmalere Stück begründeten Weise über diese Ebene empor, dann wird die Segmentnatur der beiden Stücke verblüffend. Die terminale, flach liegende Platte fehlt nun zwar bei dem breiten Stücke, aber der Tuberkelmangel dieser Stelle kann als Argument für ihre ehemalige Existenz gelten.

Die Unterbringung dieser Panzerplatten im Körper ist ziemlich einfach. Da sich die terminale Platte offenbar auf eine folgende grössere aufschieben konnte und ihre obere und vordere Ansatzstelle an den basalen Knochen von einer gleichen, aber kleineren, weiter vorne gelegenen Platte beweglich bedeckt war, da ferner die tuberkelbesetzte Zone an ihrer vorderen und hinteren Längsseite einen schmalen tuberkelfreien Rand zeigt, endlich die vom Stachel zur terminalen Platte verlaufende, also transversal zur Körperachse orientierte Konkavität der Knochenbasis am rückwärtigen Plattenrand etwas geringer ist als am vorderen, sieht man, dass das auf das schmale Stück rückwärts folgende Stück grösser war als dieses. So etwas ist bei einem Schwanzpanzer natürlich ganz unmöglich, für die Rumpfregion sind die Stücke transversal viel zu stark gewölbt und deshalb müssen wir sie endlich als Nackenplatten deuten. Da sich die Hautfalten bei einer Halswendung vorwiegend auf den Seiten des Halses bilden, daher gerade diese Stellen eines beweglich übergreifenden Panzers bedürfen, lagen die terminalen Platten der Stücke sicher lateral, die Stacheln hingegen medial. Ähnlich hat ja auch *Scolosaurus* stumpfe Höcker in der Mitte der Nuchalsegmente und gegen aussen und rückwärts gerichtete, fast horizontal liegende Platten an ihrem Rande. Wenn man die Lateralplatten so orientiert, dass ihr rückwärtiger Rand etwas gegen oben schaut, sind die Spitzen der medianen Stacheln trotz ihrer Schweifung gegen vorne und etwas gegen aussen gerichtet. Durch diese Orientierung wird auch die Orientierung des Horns möglich, denn auch dieses zeigt so, wie der komplexe Plattentypus unterhalb des Horns und dort, wo seine Knochenbasis konvex ist, eine Stelle, wo der Knochen üppig wuchert: dies ist also sein freies Ende und der schwache Längskiel des Horns kann als das Rudiment der vorderen Stachelschneide der Nackenstücke gelten. So kommen wir zu dem nicht allzu hypothetischen Resultate, dass *Struthiosaurus* am Halse Knochensegmente trug, die sich median zu einem Stachel erhoben und sich lateral bei der Bewegung etwas übereinander legten.

Am Körper setzte sich die paarige mediane Stachelreihe in einer Serie mächtiger Hörner fort und wahrscheinlich war so, wie bei *Scelidosaurus*, das Schulterhornpaar das stärkste.

Leider ist über die Zahl der Halssegmente nichts bekannt, da wir aber bei *Struthiosaurus*, wie sich zeigen wird, eine Halslänge von 50 cm annehmen können, das breiteste dermale Nuchalsegment

8 cm, das schmalste aber 4 cm misst, da ferner die Stärke und die Form des breiten Nuchalstachels vom Schulterstachel noch stark abweicht, weshalb wir in dem 8 cm breiten Stück nicht das letzte Nuchalsegment erblicken dürfen, da endlich der Krümmungsradius sogar des schmalen viel zu gross ist, als dass man ihn für das erste sich an den Kopf anschliessende Segment halten könnte, so kann, wie noch ausgeführt werden soll, die Existenz von etwa 7 Segmenten angenommen werden.

Durch die segmentartige Entwicklung seines Nackenpanzers kommt *Struthiosaurus Ankylosaurus*, *Scolosaurus* und seinen Verwandten nahe, aber ein phylogenetisch nicht unwichtiger Unterschied ist darin zu finden, dass bei letzteren je ein Segment mehreren Halswirbeln entspricht.

3. Vom dritten Typus der Dermalossifikationen (Taf. IV, Fig. 1, 2) liegen nur zwei etwas verschieden grosse, von derselben Körperseite stammende Stücke vor. Ihre Basis ist beschädigt, diese wurde aber nach sehr ähnlichen, aus der Kreide Südfrankreichs bekannt gewordenen und von mir untersuchten Stücken rekonstruiert. Unten sind sie tief ausgehöhlt, oben gehen sie in einen Stachel aus, dessen geschärfte Vorderseite stark konvex ist, während seine Rückseite schwach konkav ist. Auf der einen Fläche ist jedes Stück etwas stärker gewölbt als auf der anderen, weshalb der rückwärtige, schwach konkave Kiel nicht in der Mittellinie des Stückes liegt.

Da die beiden Stücke verschieden gross sind, am oberen Ende einen etwas verschiedenen Umriss haben und von derselben Körperseite stammen, müssen sie irgendwo am Körper eine Reihe gebildet haben. Der Schwanz kommt aus gewissen, noch zu besprechenden Gründen nicht in Betracht, ebensowenig der Hals, unwahrscheinlich scheint, dass diese flachen Stücke eine caudale Fortsetzung der dicken, runden Rücken-, resp. Schulterstacheln gewesen wären und deshalb muss die Annahme, dass sie Vertreter der komprimierten Lateralstacheln von *Scolosaurus* seien, als die wahrscheinlichste bezeichnet werden.

4. Ob die Platten der vierten Art (Taf. IV, Fig. 6, 7 und Fig. 8), die zwar eine Asymmetrie zeigen und von denen zwei gleich gross sind, Dermalossifikationen des Schwanzes waren, lässt sich zwar nicht fest entscheiden, scheint aber nach den Beobachtungen an *Scelidosaurus* und *Polacanthus* höchst wahrscheinlich. Diese Platten haben vorne den Durchschnitt eines auf den Kopf gestellten  $\Lambda$ , hinten den eines auf den Kopf gestellten  $\Lambda$ . Oben zeigen sie einen etwas geschwungenen, gegen hinten ansteigenden, scharfen Kiel, der gegen hinten weiter reicht als die Plattenbasis, daher eine überhängende Spitze bildet. Bei den vorderen, längeren Platten dieser Art springt der untere Teil der überhängenden Spitze scharf zurück, bei den kleineren, kürzeren (Taf. IV, Fig. 6) senkt er sich jedoch, rückwärts und ganz oben eine vertikale Schneide bildend, zuerst etwas senkrecht abwärts und erst dann springt er gegen den Basalteil zurück.

Von diesem zweiten Untertypus liegt ein Plattenpaar vor, ausserdem ist der vordere Teil einer sehr dicken Platte erhalten, welche auf die gleiche Weise ergänzt wurde. Bei einer kleineren, aber sehr dicken, ähnlich gebauten Platte ist der vertikale, rückwärtige Kiel noch besser entwickelt und reicht bis an die Plattenbasis (Taf. IV, Fig. 8) und bei einer noch kleineren, aber dünnen Platte erreicht der Kiel nicht einmal das Plattenende so, dass auch am rückwärtigen Ende der Platten ein gegen rückwärts und unten sehr steil abfallender Kiel auftritt, der von zwei dreieckigen Fazetten flankiert wird (Taf. IV, Fig. 9–11). Natürlich müssen wir so wie bei *Polacanthus* und *Dyoplosaurus*, bei diesen Platten jenes Ende für das vordere halten, von dem sich der dorsale Kiel allmählich erhebt.



Platten dieser Art sind von *Hierosaurus* aus Nordamerika bekannt und haben sich in Südfrankreich gleichfalls gefunden. Sehr wichtig ist, dass sich die Platten dieser Art wohl zu einer morphologischen Serie anordnen lassen, zwei aber viel dicker und zwei viel kleiner sind als die übrigen. Dies zeigt, dass die aus der Gosau bekannten Panzerstücke von einem sehr grossen, dick bepanzerten, einem fast gleich grossen, aber dünn bepanzerten und einem viel kleineren Tiere stammen. Es weist dies, wie dies auch aus den Knochenresten hervorgeht, auf drei Tiere. Da nun das grosse Horn vom Typus Nr. 1 für die vier dünneren Platten des Typus Nr. 4 zu gross ist, hingegen zu den zwei dicken Platten des Typus Nr. 4 besser zu passen scheint, glaube ich, dass man auch das Horn von den übrigen, fast gleich grossen, aber dünneren Panzerplatten zu trennen und mit den dicken Panzerplatten dem *Struthiosaurus A* zuzuschreiben hat. Die dünneren Platten gehören dann dem Exemplare *B* und die ganz kleinen dem Exemplare *C*.

Als wohl auf den Rumpf gleichmässig verteilte Panzer Elemente sind jene zu betrachten, die unseren fünften und sechsten Panzerplatten-Typus bilden.

5. Der fünfte Typus besteht aus längsovalen Dermalossifikationen, die unten beinahe flach sind und oben einen mehr oder weniger ausgeprägten Kiel haben, der bei den dickeren Stücken (Taf. IV, Fig. 13, 14), wie bei *Hierosaurus*, in einem Bogen gleichmässig von dem einen Ende der Platte zum anderen Ende hinzieht. Bei einigen dünneren Stücken ist der viel niedrigere Kiel auf das eine Ende der Platte beschränkt (Taf. IV, Fig. 12). Aus einem Vergleiche von *Struthiosaurus* mit *Polacanthus* ergibt sich, dass die stärker gekielten Stücke wohl an dem Rande des Rumpfes lagen, die weniger gekielten, dünneren aber wohl in der Körpermitte verteilt waren.

6. Unmittelbar auf dem Ilium oder auf den Extremitäten lagen wohl die dünnsten Platten jenes Typus, bei denen der Kiel beinahe verschwunden ist. Der basale Umriss dieser Platten schwankt beträchtlich, leider ist keine einzige vollkommen überliefert (Taf. IV, Fig. 15), in der Abbildung wurde aber eine ergänzt. Aus Nordamerika sind gleiche Platten bekannt.

Aus dieser Analyse der Panzer Elemente von *Struthiosaurus* geht hervor, dass eine Form vorliegt, die einen segmentär gebauten Nackenschutz hatte, vorne am Rumpf erhoben sich gewaltige Hörner, der rückwärtige Teil des Rückens war mit flachen Platten belegt und der Schwanz war endlich durch eine Doppelreihe von dachförmigen Knochen geschützt.

Im ganzen liegen mithin vom Genus *Struthiosaurus* aus der Gosau folgende, anbei gleichzeitig mit ihrer neuen Sammlungssignatur bezeichnete Stücke vor:

	A)	B)	C)
Schädelbasis . . . . .	—	—	C 4 c
Unterkiefer und Fragmente . . .	—	B 5 a, B 5 b	C 4 a
Quadrata . . . . .	—	—	C 4 b
Zähne . . . . .	—	—	C 4 d
Praefrontalia und Fragmente . .	—	B 6 a, B 6 b	—
Halswirbel . . . . .	—	B 7 a	—
Rückenwirbel . . . . .	—	B 7 b, B 7 c	C 3 a, C 3 b
Schwanzwirbel . . . . .	A 3 d—A 3 t	B 7 c—B 7 g	C 3 c
Halsrippe . . . . .	—	B 8 a	—

	A)	B)	C)
Rumpfrippen . . . . .	—	B 8 b—B 8 i	C 5 a—C 5 f
Scapulae . . . . .	A 2	B 9	C 1
Fragmente der Ilia . . . . .	—	B 1 a, B 1 b	—
Ulnae . . . . .	—	B 3 a, B 3 b	—
Radii . . . . .	—	B 4 a, B 4 b	—
Tibiae . . . . .	A 4	B 2 a, B 2 b	—
Femora und Fragmente . . . . .	A 5 a, A 5 b	—	C 2 a, C 2 b
Klaue . . . . .	A 6	—	—
Dermales Horn . . . . .	A 1 a	—	—
Flache Stacheln . . . . .	—	B 12 a, B 12 b	—
Nackensegmente und Fragmente . . . . .	—	B 10 a—B 10 c	—
Dachförmige Platten . . . . .	A 1 b, A 1 d	B 11 a—B 11 d	C 6 a, C 6 b
Gekielte grosse Platten . . . . .	A 1 c	—	—
Ovale Platten . . . . .	—	B 13 a—B 13 h	—
Dünne Platten . . . . .	—	B 14 a—B 14 i	—

### 3. *Rhodanosaurus* nov. gen. aus der Provence.

Aus Südfrankreich ist das Vorkommen eines schwergepanzerten *Struthiosaurus*-artigen Tieres zuerst durch eine Notiz von Prof. DEPÉRET im Jahre 1900 bekannt geworden.<sup>1</sup> Später hatte ich Gelegenheit dieses Material in Lyon zu studieren und jetzt hatte Prof. ROMAN die grosse Güte, mir Photographien der Stücke zu senden, die auf Tafel V reproduziert wurden. Auch im Museum von Marseille fand ich einen stark beschädigten Wirbelkörper, der an den Typus *Acanthopholis*—*Struthiosaurus* erinnert.

Leider ist der Wirbelkörper wenig sagend. Er ist 7·2 cm lang, 5·2 cm hoch und hat eine hoch-elliptische Gelenkfläche. Die Flanken sind etwas eingezogen und unten springt so, wie bei den vorderen Rumpfwirbeln von *Acanthopholis* und *Struthiosaurus*, ein kurzer, sich gegen beide Wirbelenden verlierender Kiel vor. Dies ermöglicht die Bestimmung der Familienzugehörigkeit des Stückes.

Wichtiger als dieser Wirbel und als ein in der geologischen Sammlung der Universität Lyon befindliches, T-förmiges Rippenbruchstück ist jene Anzahl gut erhaltener Dermalossifikationen, die DEPÉRET erwähnte und die sich auch in der Universität von Lyon befinden. Prof. ROMAN's Liebenswürdigkeit ermöglichte es mir, diese Stücke hier zum ersten Mal abzubilden.

Das grösste Stück ist ein oben abgebrochener, derzeit 13 cm hoher, oben aber sogar an der dicksten Stelle der Bruchfläche transversal bloss 2 cm dicker Stachel (Taf. V, Fig. 1, 2), der fast parallele, zugespitzte Ränder hat. Diese stehen 12·3 cm weit von einander ab. Die eine Seitenfläche des Stachels ist cranio—caudal schwach konvex, die andere fast flach. Unten nimmt der transversale

<sup>1</sup> DEPÉRET, CH.: Note sur des nouveaux Dinosauriens du crétacé supérieure de la Montagne noire; Bull. Soc. Géol. France, vol. XXVIII, Paris, 1900.



Durchmesser des Knochens bedeutend zu, der Knochen senkt sich dabei in der Mitte der Aussenseite viel tiefer herab als bei den zugeschärften Rändern. Zwischen den gesenkten Flanken zeigt er an der Unterseite eine tiefe, breite Rinne. Von den zugeschärften Rändern aus sieht man gut, dass der Knochen einen asymmetrischen Bau zeigt, er war also nicht in der Medianlinie des Körpers gelegen.

Durch seine flächenhafte Entwicklung erinnert dieser Stachel zwar an die Rückenplatten von *Stegosaurus* und *Kentrurosaurus*; durch seine starke, basale Aushöhlung unterscheidet er sich aber gut von diesen Stücken.

Eine starke, basale Aushöhlung an emporragenden Stacheln ist bloss für die schwer bepanzten Thyreophoren charakteristisch und da nun sich diese, sowie die auf der einen Seitenfläche des Stachels stärker als auf der anderen ausgeprägte laterale Kompression auch bei den Flankenstacheln von *Scolosaurus* findet, sie ferner auch bei einem Paare von Dermalossifikationen von *Struthiosaurus* bekannt ist, so ist der bepanzte Dinosaurier von Quarante, von dem dieser Stachel stammt, offenbar mit diesen Formen verwandt. Rekonstruiert man sich den grossen Stachel von Quarante nach dem Typus *Struthiosaurus*, so gelangt man zu einem Stachel von ca. 19 cm Höhe.

Zwei weitere, kleine, relativ dünne Stücke von Quarante, die auf Tafel V, Fig. 3, 4 abgebildet sind, entsprechen vollkommen dem dachförmigen Typus der Gosau, wie er auf Tafel IV, Fig. 6–8 abgebildet wurde. Diese Stücke zeigen eine elliptische Basis, aus der sich ein gegen rückwärts emporsteigender Kiel erhebt, der in einer rückwärts über die Basis hinausragenden Spitze kulminiert. In Bezug auf Dicke stehen diese Stücke zwischen den dicken, dachförmigen Platten des Gosau=Exemplares A und den dünneren des Exemplares B.

So wie bei den Gosau=Stücken, springt bei einem dieser Stücke (Taf. V, Fig. 3) der Umriss des Knochens unter dem Kulminationspunkt sofort gegen die Basis zurück, während sich bei dem anderen (Taf. V, Fig. 4) zwischen dem zurückspringenden Abschnitt und der Spitze noch eine vertikale Schneide einstellt. Ein Unterschied zwischen diesen und den Gosau=Stücken ist darin gelegen, dass der Mediankiel bei den Gosau=Stücken gleichförmig und allmählich gegen rückwärts ansteigt, bei den südfranzösischen Stücken jedoch dieser Anstieg ziemlich plötzlich erfolgt, worauf die Höhe des Kiels bis zu ihrem Kulminationspunkt nur unbedeutend zunimmt. Dies kann als spezifischer Unterschied gewertet werden.

Eine andere, von Quarante vorliegende Platte lässt sich gut mit der auf Taf. IV, Fig. 15 abgebildeten flachen Platte von *Struthiosaurus* vergleichen. Auch sie ist durch einen, an dem einen Ende gerundeten, an dem anderen aber zugespitzten Umriss charakterisiert und dieser Umriss zeigt in seiner Ergänzung ungefähr dieselbe Asymmetrie, wie das Gosau=Stück. Ausserdem erhebt sich auch auf dem südfranzösischen Stück ein gegen das zugespitzte Ende der Platte allmählich abfallender, gerundeter Longitudinalrücken, es unterscheidet sich aber dieses Stück vom Gosau=Stück wesentlich dadurch, dass es dicker ist als dieses. Deshalb ragt auch der Longitudinalrücken höher empor als am Gosau=Stück, ferner sind deshalb auch die Flanken des Longitudinalrückens der Länge nach weniger konkav. Die Folge ist, dass der Querschnitt der Platte ausgesprochen dreieckig ist.

Einem anderen Typus gehört noch eine weitere südfranzösische Platte an. Dieser Platte fehlt ein genaues Analogon in der Gosau. Sie hat die Gestalt eines sich von einer elliptischen Basis erhebenden, unregelmässigen, oben abgerundeten Kegels, dessen abgerundeter und exzentrisch gelegener, höchster Teil

einen länglichen Rücken bildet. So wie die vorhergehende Platte, wird man auch diese Platte für eine Rumpfplatte halten dürfen und die geringe Krümmung des medianen Kiels so zu deuten haben, dass die Platte nahe bei der Medianlinie lag.

Auch der aus der Gosau bekannte Typus, der einen an beiden Enden etwas zugespitzten, asymmetrischen, elliptischen Grundriss und einen gegen die zugespitzten Enden verlaufenden, gekrümmten Kiel hat (Taf. V, Fig. 6), hat sich in Südfrankreich in einem Exemplar gefunden, aber so, wie bei allen anderen bisher beschriebenen dicken Stücken, sind auch an diesem Stück die Flanken des Kiels nur unbedeutend konkav, so dass auch an diesem Stück der Querschnitt eher an ein Dreieck als an ein umgekehrtes, einen gegen die Querarme verdickten Fuss habendes A erinnert. Die Basis dieses Stückes ist so, wie bei den entsprechenden Gosau-Stücken, sehr schwach konkav.

Ohne Vertretung ist in der Gosau ein anderer, grosser, südfranzösischer, stumpfer Stachel (Taf. V, Fig. 2). Er ist viel dicker als die anderen, der Schwanzregion zuzuschreibenden Platten und zeigt den Grundriss einer der Quere nach durch eine schwach konvexe Linie abgeschnittenen, halben Ellipse. Oberhalb dieser Schnittfläche ist die Oberfläche des Knochens transversal konvex, gegen oben aber gerade. Diese Fläche ist etwas überhängend. Der andere Teil des Knochens zeigt zwei gegen oben konvergierende Flanken, die sich oben in einem gerundeten Kiel treffen. Da der Kiel seine Spitze dort hat, wo er an die vordere, konvexe Fläche herantritt, hat letztere dreieckigen Umriss. Gegen das gerundete Ende der Ellipse senkt sich der Kiel zuerst allmählich, dann aber ziemlich stark. Es wiederholt sich auf diese Weise bei diesem Kiel dasselbe, wie beim Kiele der dünneren, dachförmigen Schwanzplatten von Quarante. Da auch dieses grosse Stück unten auch ausgehöhlt ist, endlich in der Seitenansicht, wie bei den dachförmigen Platten der Gosau, unten und vorne etwas S-förmig geschweift ist, so liegt wohl auch in diesem Stücke die caudale Panzerplatte eines, offenbar *Struthiosaurus* nahe stehenden, aber sehr grossen Tieres, oder eine Platte vor, die sich hinter dem Gosau-Horn erhob. Wegen der hinten abgestumpften Form ist diese Platte von den anderen analogen Platten der Gosau und Südfrankreichs spezifisch scheinbar verschieden, aber infolge ihrer Dicke kann sie gut von jenem Tiere stammen, von dem die knotenförmige Platte und die komprimierte Platte überliefert wurden.

Sofern man von der durch nichts widerlegbaren Annahme ausgeht, dass alle bei Quarante gefundenen Panzerplatten von einem und demselben Tiere stammen, gelangt man zu der Rekonstruktion eines Tieres, das grosse Lateralplatten, stumpfe Rückendornen und sehr niedrige Schwanzplatten hatte. Durch diese verschiedene Grösse seiner Panzer Elemente unterscheidet sich dieses Tier gut von *Struthiosaurus* und deshalb kann man es *Rhodanosaurus ludgunensis* nov. gen. et spec. nennen, seine Verwandtschaft mit *Struthiosaurus* ist aber zu betonen.

#### 4. Definition von *Struthiosaurus*:

Alle Skelettknochen mit Skulptur aus schwach welligen, sich in spitzen Winkeln kreuzenden, groben Fasern. Hirnschädel äusserlich sehr vogelähnlich, obere Schläfenöffnung geschlossen, Quadratum vorwärts gerichtet, sehr schwach, mit kleiner Gelenkfläche. Condylus gestielt und vertikal gestellt. Kreisrunde Orbita vor- und auswärts gerichtet, oben und rückwärts weithin überdeckt. Unterkiefer mit



sigmoidaler Alveolarreihe; Zähne linguo—labial komprimiert, hoch, klein, vielzinkig. Atlas mit Quasi-Centrum. Halswirbel abgeflacht und breit, Rückenwirbel sehr schwach bikonkav. Rippen T-förmig und dorso—ventral gleichmässig gerundet. Vordere Schwanzwirbel abgeflacht, rückwärtige von hexagonalem Querschnitt und mit sehr schwachen Bogen versehen. Am Schwanzende Tendenz zur Verknöcherung der Haemapophysen mit dem Centrum des vorhergehenden Wirbels. Scapula säbelförmig, oben mit fast parallelen Rändern und mit gerundetem, in stumpfen Knoten endigendem, hohem Acromion. Praeacetabularer Ilium-Teil schmal, aber horizontal. Pubis stabförmig. Femur an beiden Enden nur wenig verbreitert. Trochanter minor und major vom Caput femoris nicht getrennt. Gelenkfläche auf der Vorderseite des Caput femoris. Trochanter quartus als Tuberosität; auf Vorderseite des Femurs starke Linea aspera. Nackenpanzer aus paarigen Knochensegmenten; diese tragen median Stacheln, daneben Tuberkeln und lateral einen Schild mit gegen rückwärts und oben gerichteter Schneide. Rumpfpfpanzer mit Schulterhorn und relativ kurzen Flankenstacheln. Schwanzpanzer aus gegen rückwärts ansteigenden, gekielten Platten.

Spezies: *Struthiosaurus austriacus* BUNZEL: Schädel rückwärts mit ein liegendes  $\Sigma$  bildenden Furchen; Panzerplatten des Schwanzes hinten zugeschärft. Alter: Turon. Fundort: Neue Welt bei Wiener-Neustadt. Typus für Genus und Spezies: Exemplar C im Geolog. Institute der Wiener Universität.

Spezies: *Struthiosaurus transsylvanicus* NOPCSA: Schädel ohne Furchen, aber mit Hinterhauptschuppe. Alter: Danien. Fundort: Szentpéterfalva bei Hátaszeg. Typus der Spezies: R 4966 im British Museum, Natural History, London.

## 5. Rekonstruktion und Biologie.

Das Wichtigste bei der Rekonstruktion von *Struthiosaurus* ist die von den verschiedenen grossen Exemplaren erhaltenen Reste auf ein gemeinsames Maas zu reduzieren. Dies kann auf Grund nachfolgender, mehreren Exemplaren gemeinsamer Angaben (Grössenangaben in cm) geschehen.

	I <sup>1</sup>	A	B	C
1. Schädel				
a) Länge vom Oberrande des Foramen magnum bis zum Vorderende des Basisphenoids . . .	7.3	—	—	5.5
b) Querdurchmesser des Foramen magnum . . .	1.9	—	—	1.9
c) Breite der Schädelbasis bei der Andeutung der Tubera basioccipitalia . . . . .	3.3	—	—	2.9
d) Dicke des Unterkiefers unter der ersten Alveole	—	—	1.1	0.6
e) Transversal-Durchmesser der Gelenkfläche der Quadrata . . . . .	2.5	—	—	1.8
f) Antero—posteriorer Durchmesser der Gelenkfläche der Quadrata . . . . .	1.4	—	—	0.9

<sup>1</sup> I Siebenbürger Exemplar; A—C = Exemplare der Gosau.

	I	A	B	C
2. Rippe				
a) Breite des oberen proximalen verbreiterten Teiles	2·5	—	2·4	1·7
b) Vertikale Höhe beim Tuberculum . . . . .	2·9	—	2·8	2·2
3. Scapula				
a) Länge vom oberen Ende der Gelenkfläche bis oben . . . . .	2·4	2·4	—	1·6
b) Breite an der schmalsten Stelle . . . . .	7·5	6·8	7·0	5·0
c) Breite oben . . . . .	9·6	8·5	8·?	6·5
d) Höhe der Glenoidalgrube . . . . .	7·5	9·0	—	—
e) Transversale Dicke der Glenoidalgrube . .	4·5	5·0	—	—
4. Mittlere Rückenwirbel <sup>1</sup>				
a) Länge des Centrums . . . . .	7·7	—	5·7	4·0
b) Höhe des Centrums rückwärts . . . . .	4·3	—	4·5	2·8
c) Breite des Centrums rückwärts . . . . .	4·8	—	4·8	2·9
d) Höhe der Neuralplattform über der Wirbelbasis .	9·3	—	9·2	5·1

Es zeigen die obigen Ziffern, dass sich das kleinste Exemplar von *Struthiosaurus austriacus* zum Siebenbürger Rest etwa wie 1:7 verhält; wir bekommen daher vor allem für die Femora des Siebenbürger Restes auf Grund der Femora vom Exemplare C folgende Dimensionen:

	I	A	C
a) Femurlänge . . . . .	33·0	—	25·0
b) Obere Breite . . . . .	12·5	—	9·4
c) Untere Breite . . . . .	10·5	—	7·9
d) Abstand des Trochanter quartus vom oberen Ende . . . . .	16·3	—	12·2
e) Minimale Dicke . . . . .	5·0	4·9	3·5

Tatsächlich stimmt die für I berechnete Dicke des Femurs mit jener von A gut überein.

Für den noch wichtigeren Unterkiefer ergeben sich auf Grund der Angaben von C für I folgende Dimensionen:

	I	C
a) Alveolarlänge . . . . .	11·2	8·4
b) Höhe in der Mitte . . . . .	3·7	2·9
c) Höhe vorne . . . . .	2·8	2·1
d) Dicke in der Mitte . . . . .	1·7	1·3
e) Dicke vorne . . . . .	0·9	0·6

<sup>1</sup> Die Differenzen ergeben sich daraus, dass nicht genau dieselben Wirbel verglichen werden konnten.



Diese Angaben scheinen insoferne etwas zu klein, als das Symphysenfragment von *B* (oder *A*?) eine Dicke von 1·1 cm hat, weshalb man bei der Rekonstruktion des Unterkiefers noch eine Kleinigkeit zuschlagen muss. Es ergibt sich daraus, was ja nicht erstaunlich ist, dass der Kiefer durch das Wachstum stärker beeinflusst wurde als andere Teile des Schädels.

Aus den relativen Dimensionen der Scapula aus Siebenbürgen und der Scapula *B* sowie der denselben Exemplaren zugeschriebenen Rippen ergibt sich, dass zwischen dem siebenbürgischen und dem Reste *B* das Verhältnis 10:9·3 besteht. Geht man daher von der nicht unbegründeten Annahme aus, dass das Ilium-Fragment auch dem Exemplare *B* angehöre, so kommt man für den praeacetabularen Ilium-Teil von *I* zu folgenden Dimensionen:

	I	B
Länge vor der Tuberositas pubis . . . . .	35	33
Breite knapp vor der Tuberositas pubis . . . . .	15	13

Für die auch beim Exemplare *B* leider nur fragmentär erhaltene Tibia bekommt man folgende Zahlen:

	I	B
Mutmassliche Länge der Tibia . . . . .	26·8	25
Mutmassliche untere Breite derselben . . . . .	13	12
Dicke an der dünnsten Stelle . . . . .	4·8	4·5

Bei *Scolosaurus* verhält sich das Femur zur Tibia wie 10:7, bei *Polacanthus* wie 10:6, bei *Struthiosaurus* auf Grund unserer Berechnung etwa wie 10:8.

Für die aus der Gosau bekannten, grossen Hals- und Rückenwirbel zeigt sich, dass sie dem Exemplare *B* gehören, die fast komplette Schwanzwirbelserie gehört jedoch dem Exemplar *A*. Ich gebe anbei in Form einer Tabelle die diesbezüglichen Masse.

	Wirbel- länge	Centrum- breite	Centrum- höhe	Abstand des Oberrandes der Postzygapophyse von der Wirbelbasis
Vorderster Schwanzwirbel aus Siebenbürgen . . . . .	4·4	5·1	4·4	6·8
Erster erhaltener Schwanzwirbel von <i>A</i> . . . . .	4·2 (?)	4·4	4·1	
Weiter rückwärts gelegener Wirbel von <i>A</i> . . . . .	4·5	4·2	3·6	5·4
Noch weiter rückwärts gelegener Wirbel von <i>A</i> . . . . .	4	3·8	3·2	
Noch weiter rückwärts gelegener Wirbel von <i>A</i> . . . . .	4·6	3·3	2·4	
Noch weiter rückwärts gelegener Wirbel von <i>A</i> . . . . .	4·1	2·8	2·0	

Da die fast zusammenhängende Schwanzwirbel-Serie von *A* eine Gesamtlänge von 90 cm hat, kann man die Schwanzlänge von *Struthiosaurus transsylvanicus* ungefähr auf 110 cm schätzen.

Bei der Annahme von neun, ca. 7 cm langen Halswirbeln gelangt man zu einem 63 cm langen Hals. Der transversale Durchmesser des Halses in der Mitte ergibt sich aus der Halsrippe des Individuums *B*. Diese ergibt, wenn man sie an einen Halswirbel von *B* anfügt, einen Hals von 18 cm Breite und dies gibt wieder für das Siebenbürger Stück eine Halsbreite von etwas mehr als 20 cm. Der transversale Durchmesser des Siebenbürger Schädels beträgt hinter den Orbita 16 cm und da wir wegen der Lage

des Hinterhauptgelenkes einen vogelartig auf einen dünnen Hals aufgesetzten Kopf erwarten müssen, können wir den oberen Durchmesser des Halses auf 10–12 cm schätzen.

Die siebenbürgische Rumpfrippe, die man, wie gesagt wurde, für eine rückwärtige Rumpfrippe halten muss, ergibt einen transversalen Thorax-Durchmesser von maximum 40 cm und eine Tiefe von ebenfalls 40 cm; hierbei wurden allerdings weder die den Rippen aufgelagerte Scapula, noch deren Muskulatur inbegriffen. Es passt diese durch die Krümmung der Rippen bedingte Wölbung des Brustkorbes vollkommen zu jener der Wölbung, die sich bei der Ansicht der Scapula *A* von rückwärts an deren Innenseite zeigt. Legt man diese Scapula den Rippen auf, so stehen die beiden Acromia ca. 42 cm voneinander und die Gelenkgruben der Oberarme kommen ca. 37 cm weit voneinander zu liegen.

Die Berechnung der Rumpflänge ist ziemlich einfach, denn jedes der Centra der Rückenmitte misst 7 cm Länge und gegen vorne nimmt die Länge der Centra in der Rückenregion nur unbedeutend zu. Auf Grund der Erfahrungen bei *Scolosaurus* kann man 13 Rücken- und Lendenwirbel erwarten und dies ergibt also eine praesacrale Rückenwirbelsäule von max. 90 cm.

Über die Beckendimensionen gibt der praeacetabulare Ilium-Teil Aufschluss. Die Tuberositas pubis liegt bei allen schwer bepanzerten Formen (*Ankylosaurus*, *Nodosaurus*, *Dyoplosaurus*, *Polacanthus*, *Scolosaurus*) etwas hinter der Mitte des Iliums, in unserem Fall ist ihr Abstand von dem vorderen Ende ca. 35 cm, es ergibt dies also eine Gesamtlänge des Iliums von ca. 50–65 cm, was der Länge von 7 Wirbeln entspricht. Die Breite lässt sich leider nicht bestimmen, nimmt man aber eine Ilium-Breite von 18–20 cm an, so kommt man zu einer Beckenbreite von ca. 52–60 cm und dies würde einem Becken von der bei *Dyoplosaurus* bemerkbaren Proportion entsprechen, doch scheint es wegen der relativ stärkeren Rundung des Rumpfes auch möglich, eine Beckenbreite von 50 cm anzunehmen. Bei der Annahme, dass so, wie bei *Nodosaurus*, *Polacanthus* und *Scolosaurus*, vier Lendenrippen an den praeacetabularen Ilium-Teil herantraten, müssen wir die Länge dieser Wirbel (= 28 cm) von der sich aus Rumpflänge (= 90 cm) und Beckenlänge (= 50 cm) ergebenden Rumpf- und Beckenlänge (90 + 50) in Abzug bringen und vom Halsansatz bis zur Schwanzwurzel muss also das Siebenbürger *Struthiosaurus*-Exemplar 110 cm lang gewesen sein.

Sehr wenige Angaben stehen uns zur Berechnung der Extremitäten zur Verfügung. Das einzige, was wir wissen, ist, dass die Ulna beim Exemplare *B* länger war als 23 cm. Wenn man sie intakt auf 26 cm schätzt, so kommt man der Tibia gegenüber zu einer Proportion, die dieselbe ist, wie bei *Nodosaurus* und von der bei *Scolosaurus* beobachteten abweicht, aber doch nicht in einer solchen Weise, dass sie unwahrscheinlich erscheinen würde:

	Tibia : Ulna		Tibia : Ulna		Tibia : Ulna
<i>Scolosaurus</i>	12.6 : 10	<i>Struthiosaurus</i>	10 : 10	<i>Nodosaurus</i>	10 : 10

So eine Ulna würde etwa auf einen Humerus von 30 cm schliessen lassen, was wegen der Femurlänge von 33 cm allerdings etwas gross erscheint, da aber die genauen Masse von Tibia und Ulna bei *Struthiosaurus* nicht bekannt sind, ist ein Tappen im Dunkel unvermeidlich. Bei *Psittacosaurus* ist das Verhältnis von Humerus zu Femur 2.8:3.3, bei *Scolosaurus* 2:3.

Da von den dachförmigen Panzerplatten des Schwanzes beim Exemplare *B* die längste 11 cm, eine mittlere 9 cm misst und da zwischen ihnen wenigstens eine 10 cm lange Platte lag, sich aber auch zwischen jedem Plattenpaar in dieser Region des Schwanzes wenigstens ein freier Raum von 1.5 cm



befand, die drei ersten überlieferten Platten daher allein schon ein Drittel des Schwanzes bedeckten, können 10–12 caudale Plattenpaare angenommen werden. Mit der Beobachtung, dass bei *Polacanthus* möglicherweise 11 Plattenpaare vorhanden waren, stimmt dies recht gut überein.

Ähnliche Überlegungen lassen einen auch die Anzahl der Halssegmente schätzen. Das breiteste Panzersegment ist nahe bei der Mittellinie des Körpers 8 cm breit, das schmalere ist 4 cm breit und zwischen diesen Stücken lag jedenfalls noch ein Segment. Das schmalere Segment lässt sich ferner mit seinem Gegenüber so zusammenstellen, dass es einen Hals bedecken konnte, dessen transversaler Durchmesser 16–20 cm war, endlich muss hinter dem breiteren Stücke wohl noch ein Segment existiert haben, das den Übergang zum Schulterstachel vermittelte und so bedeckten die bisher erschlossenen Segmente mit Einrechnung geringer Zwischenräume eine Halslänge von 30 cm. Da nun an einer ungefähr 30 cm vom Rumpfe gelegenen Stelle die Halsdicke auf 20 cm geschätzt wurde, passt das schmalere Segment tatsächlich sehr gut auf die Mitte des Halses.

Als Panzerbedeckung des jedenfalls mobileren, vorderen Endes des Halses können noch drei Segmente angenommen werden, das Occipitalgelenk war aber im besten Falle nur durch lose, in der Haut steckende Dermalverknöcherungen geschützt.

Nach diesen Angaben muss man nun trachten, etwas über die normale Lage der einzelnen Körperabschnitte zu erfahren. Der Kopf wurde, wie ich es in 1917 annahm, normaler Weise rechtwinkelig zum Hals getragen, der Hals war gerade aufwärts gestreckt, aber nicht zurückgebogen wie bei den grossköpfigen Vögeln, da sonst die Wirbelbögen verkürzt wären. An seiner Wurzel bildete er mit der Rückenwirbelsäule einen Winkel. Letzteres erkennt man an dem Auftreten von Hyperapophysen.

ABEL's Annahme von 1925, dass die kleinköpfigen Thyreophoren, wie *Struthiosaurus*, den Schädel in der Ruhelage vorgestreckt getragen hätten, ist wegen der ihm damals noch nicht bekannten Hyperapophysen nicht akzeptierbar.

Im übrigen muss an dieser Stelle darauf gewiesen werden, dass wir uns *Polacanthus* im Gegensatz zu meiner seinerzeit geäusserten Ansicht, wegen seines Panzers wohl nicht als kleinköpfigen, sondern als *Ankylosaurus*-artigen, daher relativ grossköpfigen und kurzhalsigen Dinosaurier vorzustellen haben; hierauf ist übrigens schon in meiner *Scolosaurus*-Arbeit hingewiesen worden.

Bei der Vorderextremität von *Struthiosaurus* muss eine ziemlich starke Auswärtsrichtung des Ellenbogens angenommen werden, das Knie lag im Verhältnis zum Acetabulum relativ hoch, aber auch recht weit vorne.

Auf diese Weise kann man sich im allgemeinen eine dermassen präzise Vorstellung vom Habitus eines *Struthiosauriers* machen, dass sie eine bildliche Darstellung verträgt. Freilich kann die von Herrn akad. Maler F. BATKE unter meiner Anleitung angefertigte Abbildung auf Tafel VI keineswegs als eine genaue Darstellung von *Struthiosaurus* gelten, sondern nur als allgemeine «typisierende» Rekonstruktion. Möglicherweise wird man für die Extremitäten und zwar namentlich deren unteren Abschnitte eine grössere Dicke anzunehmen haben als in der Rekonstruktion.

Von der von mir in 1917 gegebenen Abbildung unterscheidet sich die neue Rekonstruktion eigentlich bloss durch eine andere Anordnung der Stacheln und Panzerplatten der vorderen Körperhälfte ferner dadurch, dass die rückwärtige Hälfte des Rumpfes nicht segmentiert ist und dadurch, dass die Ellenbogen auswärts und die Knie viel stärker gegen vorne gerichtet sind.

In möglichst schroffem Gegensatz zu DIETRICH,<sup>1</sup> der in mehr selbstbewusster, als durch wissenschaftliche Argumente unterstützter Weise solchen Rekonstruktionsversuchen jeden Wert abspricht (er nennt sie «ein mehr oder weniger gewagtes Spiel der Phantasie» usw.), glaube ich dennoch, dass einer jeden von einem weitblickenden Fachmanne vorgenommenen «zeichnerischen Abstraktion» stets ein sehr erheblicher wissenschaftlicher Wert zukommt.

In einer jeden solchen Rekonstruktion steckt stets ein gewaltiges Stück Arbeit, denn eben so eine zeichnerische Darstellung verkörpert in einem einheitlichen Bild alles, was man beim Entwerfen der Rekonstruktion von dem betreffenden Tiere wusste.

Würde man sich bei den Rekonstruktionsversuchen fossiler Tiere nur an DIETRICH's Postulate halten, dann dürfte man überhaupt nie ein Tier rekonstruieren und zwar einfach deshalb, weil jene Genauigkeit, die von DIETRICH für «wertvolle», mehr als ein angebliches «Spiel der Phantasie» bildende Rekonstruktionen gefordert wird, häufig sogar bei der Rekonstruktion solcher Formen nicht erreicht wird, deren ganzen Knochenbau man kennt. Was wäre z. B. ein Kameel ohne seinem Höcker, oder ein Fettschwanzschaf ohne seinem Fettschwanz und doch müsste man, bloss auf Grund der osteologischen Belege, diese Tiere ohne Höcker oder Fettschwanz zeichnen.

DIETRICH's Bemerkungen haben unbestreitbar insoferne Wert, als sie anatomisch wenig und biologisch gar nicht geschulte, sich nur zuweilen mit Wirbeltieren beschäftigende Geopaläontologen warnen, an übereilte Rekonstruktionen zu schreiten, für Zoopaläontologen sind aber DIETRICH's Bemerkungen glücklicherweise schon ziemlich wertlos. Freilich liegt der Kern der DIETRICH'schen Anschauung wohl darin, dass er in das Wesen der Aufgaben der Paläozoologie nicht eindrang, denn, wenngleich sich ja der Geopaläontolog und auch der Systematiker meist damit begnügen, die Formdifferenzen fossiler Reste zu konstatieren und hierauf die in Bezug auf Form verschiedenen Reste fallweise zu benennen (zu katalogisieren!), so ist dies doch nicht die einzige Aufgabe eines Zoopaläontologen. Der Zoopaläontologe beschäftigt sich mit ehemals lebenden Tieren und deshalb vorwiegend mit in Korrelationen stehenden Funktionen.

\* \* \*

Nach der Rekonstruktion ist es relativ leicht, die Biologie von *Struthiosaurus* wenigstens teilweise zu erschliessen. Schon in 1917 meinte ich über diese Form etwa folgendes: Die kleinen, gleichförmigen Zähne des Unterkiefers stecken bei *Struthiosaurus* in getrennten Alveolen, sie sind für einen Dinosaurier nicht besonders zahlreich, sie fielen scheinbar leicht aus, denn sie fehlen in allen bisher bekannten acanthopholididen Kiefern, der Zahnnachwuchs erfolgte langsam, denn sichtbare Zahnkeime sind selten, ausgesprochene Mahlflächen sind an den isoliert gefundenen Zähnen nicht vorhanden, die Zähne wirkten vielmehr, ohne sich abzuschleifen, messerartig aufeinander; im grossen und ganzen dienten also die Zähne von *Struthiosaurus* zum Zerschneiden wenig widerstandsfähiger Nahrung. Da am Unterkiefer ein grosser Kronfortsatz scheinbar fehlt und ferner die oberen Schläfenöffnungen bei *Struthiosaurus* geschlossen sind, so zeigt auch dies, dass bei diesem Tiere die Entwicklung der Unterkiefermuskulatur eine andere Richtung einschlug, als bei den typisch herbivoren Ornithopodoiden und Ceratopsiden. Noch stärker markiert sich diese Differenz im Baue des Quadratoms. Dies war ein der schwachen Bezahnung entsprechend auf-

<sup>1</sup> DIETRICH, O.: Über Rekonstruktionen fossiler Säugetiere; Zeitschr. für Säugetierkunde, Vol. II, Berlin, 1929.



fallend schwacher, bloss einige Millimeter dicker Knochen, bei dem schon die Vorwärtsrichtung, noch mehr aber die sehr schwache Rundung der distalen Gelenkfläche ausgesprochen darauf deutet, dass *Struthiosaurus* seinen Mund nur wenig aufzusperren pflegte. *Struthiosaurus* erweist sich also durch den Bau seiner Kiefer als ein Tier, das nicht nur weiche, sondern auch kleine, keine besondere Kautätigkeit verlangende Nahrung aufnahm. Da der schwere Panzer von *Struthiosaurus* weiter auf langsame Bewegung hinweist, lässt sich an Betracht der geringen Kiefertätigkeit die Nahrung dieses Tieres noch genauer fixieren. Die Kombination der beiden Beobachtungen drängt unwillkürlich zur Annahme, dass die weiche, kleine Nahrung erstens in Bezug auf ihren Nährwert konzentriert, zweitens solcher Natur war, dass sie beim Herannahen von *Struthiosaurus* nicht zu entfliehen pflegte. Dies alles nötigt uns wieder auf grössere Insekten oder deren Larven, Würmer, Nacktschnecken oder weiche Früchte zu schliessen. In erster Linie kommen weiche, niedere Tiere des Bodens in Betracht und die kleinen, mit stechenden Rändern versehenen, schneidenden Zähne von *Struthiosaurus* eignen sich in der Tat sehr gut, solche langsam in den Mund eingeführte, halbzähe, chitinöse, halbgliedscherige, sich fast gar nicht wehrende Nahrung etwas zu zerschneiden. Man kann sich bei der Hypothese der Insektennahrung von *Struthiosaurus* auch auf den Bau der kleinen, vielzinkigen, zum hypothetischen Zerschneiden des Panzers kleiner Kerftiere eingerichteten Zähne dieses Tieres und den analogen, gleichfalls vielzinkigen, zum Zerschneiden von Krebspanzern eingerichteten Bau der Zähne des Phociden *Lobodon* berufen.

Wegen aller dieser Züge musste man *Struthiosaurus* in 1917 entweder für frugivor oder für insektivor halten und wenn auch diese Annahme so lange als Hypothese zu gelten hatte, als wir über die fehlenden Körperpartien nicht informiert waren, so schien sie nach dem damaligen Stande unserer Kenntnisse dem Körperbaue von *Struthiosaurus* am besten zu entsprechen.

Seither hat sich unsere Kenntnis der bepanzten Dinosaurier einigermaßen erweitert. Wichtig war vor allem, dass *Scolosaurus* in einer ziemlich trockenen Gegend, offenbar nach einem vorhergehenden Kampf auf den Rücken gelegt, dann von seinem Gegner angefressen wurde und dass ihn darauf endlich, nach seiner teilweisen Mumifizierung, trockener Staub und Flugsand bedeckten. Die eingerollte Natur eines vom Winde in seine Leibeshöhle eingewehten Blattes einer Platane bewies, dass seine Einbettung in den Sand an einer trockenen Stelle erfolgte, nicht aber unter Wasser. Die Rückenlage des im Flugsand eingebetteten *Scolosaurus* ist umso bemerkenswerter, als der in fluviatilem Ton eingebettete, ähnlich gebaute *Polacanthus* als halb zerfallene Wasserleiche am Bauche liegend angetroffen wurde. Aus diesem kleinen, aber wichtigen Zug erkennt man, dass Todesort und Wohnort bei *Scolosaurus* ident sind und daraus ergibt sich wieder, dass dieser schwer bepanzte Thyreophore am Rande eines eher ariden Gebietes wohnte.

Aus der bei *Scolosaurus* und *Panoplosaurus* in den Grundzügen übereinstimmenden Natur des Panzers kann man bei *Scolosaurus* auf einen *Panoplosaurus*-artigen oder *Edmontonia*-artigen Schädel schliessen, man muss deshalb für *Scolosaurus* dieselbe Nahrung annehmen, wie für *Panoplosaurus* und *Edmontonia*. Der Zahnbau der letzteren schliesst nun Pflanzennahrung aus. Da ausserdem alle besonders stachelbewehrten Lacertilier der Jetztzeit oft abgeflacht sind und auch in ariden Gebieten wohnen, in denen ihren Stacheln dieselbe biologische Rolle zukommt, wie den Stacheln xerophyter Pflanzen und da die Mehrzahl dieser Tiere insektivor ist, wurde auch für *Scolosaurus* insektivore Lebensweise gefolgert. Da auch ein grosser Teil der rezenten Gürteltiere insektivor ist und u. a. auch HESSE auf

die Wichtigkeit der Heuschrecken als Nahrungsmittel gewiesen hat, kann man es als gesichert betrachten, dass *Scolosaurus* insektivor war. Im Gegensatz zu *Scolosaurus* zeigt nun aber *Struthiosaurus* eine lyraförmige Verbreitung des vorderen Teiles des Unterkiefers, die sich unter den Säugetieren halbwegs ähnlich nur bei *Galeopithecus* und, sehr schwach angedeutet, beim Igel findet. Da nun *Galeopithecus* frugivor, der Igel aber omnivor ist, so ist natürlich nun auch die Frage zu erörtern, ob *Struthiosaurus* nicht etwa frugivor war.

In 1917 glaubte ich diese Annahme mit dem einfachen Hinweis ablehnen zu können, dass in der unteren Kreide, in der *Hylaeosaurus* lebte, noch keine Obstpflanzen existierten, in der zweiten, in 1921 erschienenen Auflage von POTONIE—GOTHAN's «Lehrbuch der Palaeobotanik» sind nun aber mehrere Angaben enthalten, welche diesbezüglich zu Vorsicht mahnen.

Schon im Jura und in der unteren Kreide erreichen die *Cycadophytae*, *Bennettitiales* und *Ginkgophyta* das Maximum ihrer Verbreitung, *Taxaceae* sind auch bekannt und von einigen dieser Pflanzen steht nun fest, dass sie fleischige Samen hatten (*Bennettites* mit fleischiger Aussenschicht des Samens, *Ginkgo* mit Beeren und *Taxus* mit, im Gegensatz zu seinen übrigen Teilen, ungiftigen Beeren). Da sich nun die *Struthiosaurus*-Reste bisher nur in solchen Schichten gefunden haben, die auf eine üppige Vegetation weisen, denn dies gilt sowohl für die kohlenführenden Schichten der Gosau, als auch für die trotz ihres Mangels an Pflanzenresten in einem feuchtwarmen Klima zur Ablagerung gelangten Schichten von Szentpéterfalva (oberkretazische Flora von Ruszkabánya und des Balkans: *Pandanites*, *Arundo*, *Sabal*, *Credneria*, *Sassafras*, *Ficus*, Baumfarne) so ist die Annahme, dass *Struthiosaurus* ein Beeren fressendes Tier war, nicht von der Hand zu weisen. Allerdings könnte es sich nur um die Beeren niedriger, für *Struthiosaurus* durch Emporheben des Kopfes erreichbarer Gebüsche gehandelt haben, doch konnte eben die hohe Haltung seines Kopfes anatomisch bewiesen werden. Aus der oberen Kreide Siebenbürgens ist schon eine ganze Anzahl von Pflanzen bekannt, die fleischige Früchte haben. Es sind dies: *Sassafras*, *Ficus*, Araliaceen, *Sabal*, *Juránia* und wohl auch *Pandanites*. Allerdings wurden die Früchte der meisten dieser Bäume *Struthiosaurus* nur nach ihrem Abfallen von den Bäumen erreichbar, man kann aber daneben auch die Existenz niedrigerer, am Waldesrande wachsender und fleischige Früchte tragender Gewächse annehmen, denn dass krautartige Gewächse in versteinertem Zustande nur selten überliefert werden, hat GOTHAN ausdrücklich betont.

Hält man sich vor Augen, dass sogar der braune Bär, mithin ein Tier, das eine bedeutende Nahrungsmenge erfordert, nicht nur durch das herabgefallene Obst wilder Apfelbäume herangelockt wird, sondern Himbeeren, ja sogar die unscheinbaren Heidelbeeren (*Vaccinium myrtillus*) nicht verschmäht (eigene Beobachtung), dann ist, zumal die Fruchtreife in feuchtwarmen Gegenden an keine Jahreszeit gebunden ist, theoretisch auch die Annahme statthaft, dass *Struthiosaurus* frugivor gewesen wäre. Gerade die feuchtwarmen, tropischen Gebiete sind heutzutage jene, in denen sich wegen des fortwährenden Vorkommens von reifen Früchten die meisten frugivoren Tiere finden.

Eine Ernährung von unterirdischen Knollen etwaiger Steppenpflanzen ist sowohl bei *Scolosaurus* als auch bei *Struthiosaurus* wegen des Mangels von Grabkrallen ausgeschlossen und ebenso wenig kommen Ameisen oder Termiten in Betracht. So wird die Nahrungsart von *Struthiosaurus* wesentlich begrenzt, freilich ist bei dieser ganzen Erörterung immer daran zu denken, dass der Ausgangspunkt derselben, nämlich die lyraförmige Verbreitung des Unterkiefers ebenso gut auch einfach als ein Zwischen-



und zwar wieder namentlich bei den Baumvögeln, die sich vor ihren Verfolgern leicht durch den Flug retten können, das häufig sehr auffallende Ornament auch auf die Oberseite des Körpers, wogegen bei den Bodenvögeln und unter diesen wieder ganz besonders bei den schlecht fliegenden, der Rücken oft noch eine ausgedehnte Schutzfärbung aufweist.

Was die Schlangen anbelangt, so sei vor allem auf die grüne Farbe der Baumschlangen (*Coluber* subgen. *Gonyosoma*, *Herpetodryas*, *Dendrophis*, *Dispholidus*, *Dryophis*, *Oxybelis*, *Dendraspis*, *Atheris*, *Lachesis grammineus*, *Corallus*), dann auf die grüne Farbe einiger Gras und Gestrüpp bewohnender Formen (*Chlorophis*, *Leptophis*, *Contia*) gewiesen. Ausgesprochene Wüstenschlangen (*Cerastes cornutum*, *Charina* und z. T. *Psammophis*), ferner einige Sandbewohner (*Echis*) sind, wie die Wüsteneidechsen, hellbraun, sandfarbig oder bräunlichgelb und zeigen dunklere Flecken. Die in und unter Gestrüpp lebenden Schlangen haben schliesslich vorwiegend gelbliche, graue, rotbraune bis ölgrüne oder olivenartige Farben.

Im allgemeinen zeigt sich bei den Schlangen dieselbe Farbenverteilung, wie bei den Eidechsen, doch ist zu betonen, dass im Gegensatz zu diesen die rein roten, zum Teil allerdings zur Camouflage dienenden Ornamente vorwiegend bei den Bodenschlangen (*Coluber leopardinum*, *Heterodon*, *Calamaria*, *Elaps*, *Pseudechis*, *Bitis gabonica*, *Ilysia*), ferner bei den zum grossen Teil unterirdisch lebenden Schlangen (*Cylindrophis*, *Rhinophis*)<sup>1</sup> vorkommen und nur bei einer Baumschlange (*Chrysopelea*) auftreten. Allerdings ist auch die einzige, unten bläulich gefärbte Schlange (*Eutaenia*) eine Bewohnerin des Bodens.

Da nun bei den Dinosauriern den Sexualfarben, resp. den Sexualornamenten jedenfalls eine viel grössere Bedeutung zukam, als bei den Theromorphen und den Mammaliern,<sup>2</sup> ist logischer Weise auch die sonst kühn erscheinende Annahme statthaft, dass auch bei ihnen die Färbung genau so ein Kompromiss zwischen Anpassungsfarben und Zierfarben war, wie bei den Eidechsen. Da sich bei *Scolosaurus* die Anpassung an den Aufenthalt in Steppen jedenfalls nicht bloss auf das Knochengerüst beschränkt hat, sondern sich jedenfalls auch auf seine Farbe ausgedehnt haben muss, gewinnt man auch einen guten Hinweis auf seine Farbe. Diese war wahrscheinlich, wie bei *Molochus* und bei *Phrynosoma*, im Grunde gelblichbraun bis sandgelb und wahrscheinlich war *Scolosaurus* ausserdem dunkelbraun gefleckt. Besondere Sexualfarben auf der Unterseite des Körpers werden wir bei *Scolosaurus* nicht annehmen dürfen, denn zum Zeigen dieser Farben war sein Körper viel zu flach.

Analog lässt sich auch die einigermaßen wahrscheinliche Farbe von *Struthiosaurus* erschliessen. Je nachdem wir ihn für einen Insekten und andere kleine Tiere eines lichten Waldes fressenden oder einen sich im Gestrüpp von Beeren nährenden Dinosaurier halten, werden wir eine grünlich-braune, eventuell braune oder eine mehr olivengrüne bis blattgrüne Grundfarbe mit einer entsprechenden gefleckten, resp. quergestreiften Camouflage annehmen dürfen. Welches von beiden das wahrscheinlichere ist, wird sich dann zeigen, wenn das vorderste Schnauzenende und eventuell der Gaumen dieses Tieres bekannt werden, wodurch sich die Nahrung feststellen lassen wird. Da sich bei *Struthiosaurus* keine solchen, jedenfalls grell gefärbten Exkreszenzen, wie bei den Trachodontiden, fanden<sup>3</sup> und Anbetracht seiner gepanzerten Natur

<sup>1</sup> Unwillkürlich denkt man bei der roten Farbe dieser Tiere an die rote Farbe vieler Tiefseetiere.

<sup>2</sup> NOPCSA, FR.: *Heredity and Evolution*; Proc. Zool. Soc., London, 1925.

<sup>3</sup> Leider überschreitet es den Rahmen dieser Arbeit die Färbung der wegen ihres starken Sexualdimorphismus jedenfalls schön gezeichneten Trachodontiden zu erörtern.

auch nicht zu erwarten sind, so konnte sich ein Geschlechtsunterschied höchstens in einer auffallenden Färbung des Halses äussern. Als Farben kommen in erster Linie Rot und Blau in Betracht und zwar wird man sich, wenn man *Scolosaurus* für ein Waldtier hält, eher für Rot, im anderen Fall aber eher für Blau entscheiden müssen.

Bei den quadrupeden Lacertiliern zeigt sich Rot bei vielen ausgesprochen arborikolen Formen (*Draco*, *Calotes*, *Phelsuma*, *Anolis*), *Ameiva* zeigt aber blaue Flecken. Bei den am Boden und unter Bäumen oder auf der Rinde lebenden Formen tritt bald Blau (*Lacerta ocellata*, *Lacerta viridis*, *Psammmodromus*, *Agama sanguinolenta*, *Sceloporus*), bald aber auch Rot auf (*Liolepis*, *Acanthodactylus* und *Lacerta vivipara*).

Wenn wir nun in Betracht ziehen, dass bei *Ameiva* und bei *Lacerta ocellata* bei beiden Geschlechtern Grün und Blau vorkommt, die grüne Farbe aber aus dem Aufeinanderlagern von Gelb und Blau entsteht,<sup>1</sup> andererseits aber bei der mehr bräunlichen *Lacerta muralis*, bei *Liolepis* und *Acanthodactylus* sich die rötliche Farbe ebenfalls bei beiden Geschlechtern auf die Unterseite erstreckt und die roten Farbstoffträger (Erythrophoren, Porphyrophoren etc.) mit den Melanophoren verwandt sind, wird man jene Fälle, in denen sich die Farbelemente der geschlechtlichen Farbflecke genetisch an die Schutzfarben des Körpers anlehnen, als Fälle mit relativ schwach ausgeprägtem Sexualmerkmal aufzufassen haben.

Bei anderen Formen ist das Sexualornament an einen Farbenträger gebunden, der in dem übrigen Körper nur spärlich auftritt. So z. B. das Rot der grünen *Anolis*, das Grünblau bei dem braunen *Sceloporus* und endlich auch das Blau und daher auch das Grün bei dem Männchen von *Agama bibroni*, bei dem sich die Farben des Weibchens vorwiegend an Allophoren und Melanophoren knüpfen. Das selbe gilt für die blauen Sexualornamente von *Agama sanguinolenta* und *Psammmodromus*, bei dem die Weibchen braunrot, bronzebraun oder bronzegrün sind.

Betreffs des Zusammenwirkens der Melanophoren, der mit ihnen verwandten Allophoren (Erythrophoren, Xantophoren, Porphyrophoren, Phaeophoren), dem gelben Lipochrom und den durch Lichtbrechung wirkenden Guanophoren sei auf W. J. SCHMIDT's Arbeiten<sup>2</sup> gewiesen.

Da nun die Gosau-Reste einigermassen darauf weisen, dass bei *Struthiosaurus* kein erheblicher körperlicher Sexualunterschied existierte (genauere Auskunft werden allerdings erst zukünftige Funde geben), kann man das Männchen von *Struthiosaurus*, sofern man es als eher braunes Waldtier auffasst, mit einem roten Brustfleck, im Falle aber, dass man es für ein eher grünes, Früchte fressendes und sich im Gestrüpp verbergendes Tier hält, mit einem blauen Brustfleck rekonstruieren.

Sicherlich wird ein eingehendes Studium der Camouflage der rezenten Tiere auch noch Licht über die biologische Bedeutung des Strich- und Flechenmusters verbreiten und dann werden sich auch die daraus gewonnenen Erfahrungen für die fossilen Tiere verwerten lassen.

Alles dies zeigt, dass sich der paläozoologischen Forschung nicht einmal ein scheinbar so abstraktes Gebiet vollkommen verschliesst, wie es die Färbung ausgestorbener Tiere ist.

<sup>1</sup> Einer mässigen Kälte ausgesetzte, grüne Laubfrösche erstarren und werden hierbei blau, nach einer Wiederbelebung behalten sie aber die blaue Farbe fallweise wochenlang (eigene Beobachtung).

<sup>2</sup> SCHMIDT, W. J.: Studien am Integument der Reptilien; I. Teil: Zeitschr. f. Wiss. Zool., Vol. CI, 1912; IV. Teil: Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontogen., Vol. XXXVI, 1913; V. Teil: Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontogen, Vol. XXXVIII, 1914.



## 6. Systematische Stellung.

Die systematische Stellung vom *Struthiosaurus* ergibt sich am besten aus einem Vergleich mit ähnlichen gepanzerten Formen. In erster Linie soll *Struthiosaurus* mit den Typen *Edmontonia* und *Ankylosaurus* verglichen werden, wobei aber zu betonen ist, dass *Edmontonia* generell als Vertreter jenes Typus aufgefasst wird, der auch die Genera *Dyoplosaurus*, *Panoplosaurus* und *Scolosaurus* umfasst, wogegen *Ankylosaurus* als Vertreter der Gruppe *Euoplosaurus* und *Palaeoscincus* betrachtet wird. Wo sich eine Angabe folgender Vergleiche auf ein verwandtes Genus bezieht, ist dessen Name in Klammern gegeben.

<i>Struthiosaurus</i>	<i>Edmontonia</i>	<i>Ankylosaurus</i>
Schädel mit einigen Feldern	mit einigen grossen Feldern	mit vielen kleinen Feldern
Schädel oben gut gerundet	mehr oder weniger gerundet	flach
Schädel vor den Augenhöhlen verschmälert	etwas verschmälert	breit
Schnauze schmal	etwas abgestumpft	rund
Jugale mit schwacher Skulptur	rauh, zu einem stumpfen Knoten vergrössert	grosser, Jugale und Quadratojugale bedeckender Stachel
Unterkiefer lang	etwas verkürzt	kurz
Laterale Schläfenöffnungen von oben sichtbar	beinahe unsichtbar	überdeckt
Vielzinkige, aber hohe Zähne	ebenso, aber niedriger	ebenso und hoch
Gaumen unbekannt	mit pterygoidaler Wölbung	pterygoidale Wölbung sehr stark
Obere Schläfenöffnung geschlossen	ebenso	ebenso
Condylus vertikal und kreisrund	etwas gegen rückwärts gerichtet und etwas nierenförmig	stärker gegen rückwärts gerichtet
Scapula säbelförmig	ebenso	ebenso
Hals lang	mässig ( <i>Scolosaurus</i> )	kurz
Atlas und Epistrophaeus frei	knöchern verbunden	unbekannt
Glenoidalfäche der Scapula etwas verdickt	stark verdickt	unbekannt
Rippen frei	frei	mit Wirbeln verknöchert
Körper rund	flach ( <i>Scolosaurus</i> )	weit, aber gerundet
Scapula mit Acromion	ebenso	ebenso
Praeacetabularer Iliumteil schlank	etwas verbreitet ( <i>Dyoplosaurus</i> )	sehr breit
Ilium horizontale Platte	ebenso	ebenso
Pubis schlank, stabförmig	reduziert	ebenso
Femur relativ schlank	mässig breit ( <i>Scolosaurus</i> )	sehr breit



Aus diesem Vergleiche zeigt sich, dass *Struthiosaurus* zwar in dieselbe systematische Einheit gehört, wie *Edmontonia* und *Ankylosaurus*, aber eben am Anfang einer Reihe steht, die in *Ankylosaurus* kulminiert. Im Gegensatze zu *Scolosaurus*, bei dem sich mit der zunehmenden, dem Schutze dienenden Abflachung des Körpers ein Kürzerwerden des Halses einstellt, treffen wir bei *Struthiosaurus* noch einen runden Körper und einen langen Hals und dies zeigt, dass die Gruppe von solchen Tieren stammte, bei denen die Schutzanpassung an das ebene Gelände der Steppe noch nicht so weit vorgeschritten war, wie bei *Scolosaurus*. Zu einer Ablehnung einer Verwandtschaft der beiden Formen ist dies nicht genug.

Zu recht ähnlichem Resultate gelangt man auch, wenn man nicht die obigen, gut bekannten Formen, sondern jene zum Vergleich heranzieht, bei denen nur Teile des Skeletts bekannt sind.

Femur: schlank	mässig breit	sehr breit
<i>Struthiosaurus</i>	<i>Hoplitosaurus</i>	<i>Ankylosaurus</i>
	<i>Polacanthus</i>	
	<i>Nodosaurus</i>	
Scapula oben: schmal	etwas verbreitert	stark verbreitert
<i>Struthiosaurus</i>	<i>Ankylosaurus</i>	<i>Polacanthoides</i>
<i>Panoplosaurus</i>		

In Bezug auf Entwicklung des Panzers lässt sich vorläufig unter den mit Acromion versehenen Thyreophoren folgende biologische Reihe aufstellen:

#### 1. Nacken.

*Hylaeosaurus*: zwei Reihen seitlich der Halsmitte stehender, sehr hoher Nackenstacheln.

*Struthiosaurus*: zwei Reihen hoher, medianer Nackenstacheln, daneben knotenförmige Knochen und flach liegende, kleine Seitenschilder.

*Scolosaurus*: } } Zwei Nuchalschilder mit stumpfen Knoten oder Kielen,

*Panoplosaurus*: } } daneben flach liegende, grosse, scharfe Seitenschilder.

*Palaeoscincus*: Gekielte Nuchalschilder und grosse Seitenstacheln.

#### 2. Rumpf.

*Struthiosaurus*: Seitenstacheln; in der Schulterregion ein grosses Hornpaar; in der Lendenregion ovale, dicke, flach gekielte, gleichmässig verteilte Schilder.

*Scolosaurus*: vorne zwei, in der Lendenregion drei Reihen grosser Ossifikationen, deren vordere beiderseits der Medianlinie des Rückens stumpfe Hörner bilden und gegen hinten in flache Platten übergehen; die äusserste Reihe bildet hinter der Achselhöhle scharf gekielte Platten.

*Ankylosaurus*: Flache, mediane Rücken- und Lendenplatten und an jeder Seite eine grosse, seitliche Stachelreihe.

*Polacanthus*: Am Rücken zwei(?) Reihen flacher Platten, an den Seiten hohe, wie bei *Ankylosaurus* auswärts gerichtete Stacheln; in der Lendenregion ein starres, mit flachen Dermalknochen versehenes Lendenschild.



## 3. Schwanz.

*Struthiosaurus*: Zwei Reihen gegen hinten gerichteter, gekielter, dachförmiger Platten, darunter kleinere, längliche Ossifikationen.

*Polacanthus*: Zwei Reihen gekielter, dachförmiger Platten, daneben flache, am Schwanzende in längliche Stücke übergehende Platten.

*Dyoplosaurus*: An der Schwanzwurzel vier Reihen stumpf-konischer, gegen rückwärts gerichteter Platten und terminale Schwanzkeule.

Aus einer Gegenüberstellung dieser und der aus den osteologischen Beobachtungen gewonnenen Daten zeigt sich, dass die Abflachung der neben der Mittellinie des Körpers stehenden Hörner und die Entwicklung von einer anderen Reihe von Stacheln, welche die Flanken des Körpers schützen, als offenbar mit der zunehmenden Abflachung des Körpers in Korrelation stehende Spezialisationsmerkmale gedeutet werden können.

Dies findet unter den Lacertiliern in *Molochus* sein Analogon, wogegen lateral komprimierte Lacertilier, wie *Iguana* und ebenso lateral komprimierte Dinosaurier, wie *Stegosaurus*, nur Rückenstacheln haben.

Diese Veränderungen innerhalb der schwer bepanzerten Thyreophoren beleuchten in recht klarer Weise auch jene biologischen Verhältnisse, welche zur Entstehung der Testudinaten führten. Statt mit O. ABEL in den Schildkröten Tiere zu erblicken, welche die Entstehung ihres Panzers ihrer grabenden Lebensweise verdanken, werden wir in ihnen die Nachkommen von abgeflachten, bepanzerten Wüsten- oder Steppenbewohnern zu erblicken haben. Hiefür lässt sich in erster Linie die Tatsache ins Treffen führen, dass bei den primitiven triadischen Schildkröten, vor allem bei *Proganochelys* so, wie bei den spezialisierten Ankylosauriden, die Marginalia noch immer auffallend gross und stachelförmig sind, wogegen sie später vollkommen in die Schale einverleibt worden sind.

Ein weiterer Parallelismus ist darin gegeben, dass bei den primitiven Schildkröten (*Triassochelys*) der Hals so, wie bei *Struthiosaurus*, durch Knochensegmente geschützt wird und der Schädel noch nicht retraktile ist, wogegen sich bei den spezialisierten Schildkröten, wie bei den, im Übrigen den Ankylosauriern analog gebauten Glyptodontiern eine — wie bei den Trionychiden mit der Reduktion des Centrums des letzten Halswirbels einhergehende — Zurückziehbarkeit des Schädels einstellt.

Ob das grosse Acromion von *Triassochelys* dem grossen Acromion von *Polacanthoides* gleichgestellt werden darf, lässt sich vorderhand nicht entscheiden, denn genaueres über den Bau der primitivsten Schildkröten wird sich erst dann feststellen lassen, wenn wir einmal etwas mehr über jenes rätselhafte triadische Tier wissen, dessen Panzerplatte von HUENE<sup>1</sup> als Thalassemyden-artiges Stück abgebildet wurde und dessen vollkommen verknöcherte, einheitliche, biplane, mit intervertebral (!) gelegenen Bögen versehene Wirbelcentra derzeit noch unbeschrieben im Musée National d'Histoire Naturelle (Jardin des Plantes) in Paris liegen.

Anbetracht der vielen im Schädelbaue gemeinsamen Züge ist auch ein Vergleich von *Struthiosaurus* mit *Tröodon* wichtig. Zuerst sei der Schädel beider verglichen.

<sup>1</sup>HUENE, FR.: Übersicht über die Reptilien der Trias. Geolog. u. Palaeontolog. Abhandlungen, Vol. X, Jena, 1902.

*Struthiosaurus* :

Kleine, vorragende Occipitalschuppe  
 Kleine fronto—parietale Auftreibung  
 An Stelle der oberen Schläfenöffnung Grube  
 unter dem Schädeldache  
 Postorbitale mit innerer Strebe  
 Orbita weitgehend überdeckt  
 Quadratum gegen vorne gerichtet  
 «Aliethmoid?»  
 Alveolarreihe sigmoidal  
 Zähne hoch, mehrzinkig

*Tröodon* :

kleine, gegen rückwärts vorspringende  
 Nackenkrause  
 grosse fronto—parietale Exostose  
 gleiche, aber noch von der reduzierten  
 Schläfenöffnung perforierte Grube  
 ebenso  
 ebenso  
 ebenso  
 an gleicher Stelle Bruchstück eines  
 «Parasphenoid»  
 Alveolarreihe gerade  
 im wesentlichen gleich gebaut

Merkwürdigerweise zeigen Vergleiche der übrigen Skeletteile nur tiefgreifende Differenzen.

*Struthiosaurus* :

Scapula sehr gross und schwer, säbelförmig;  
 mit Acromion  
 Rippen mit T-förmigem Querschnitt  
 Ilium beim Acetabulum horizontal  
 Femur proximal und distal bedeutend breiter  
 als in der Mitte  
 Tibia robust, kürzer als Femur  
 Bepanzerte Form

*Tröodon* :

sehr klein, leicht und gerade; ohne Acromion  
 ovaler Querschnitt mit rückwärtiger Rinne  
 Ilium beim Acetabulum vertikal  
 Femur gleichförmig schlank  
 Tibia schlank, gleich lang wie Femur  
 Unbepanzert

GILMORE hob nun zwar in seiner Beschreibung von *Tröodon* ausdrücklich hervor, dass es sich um die Reste eines Tieres handle, aber schon die Bauchrippen von *Tröodon*, die in keiner Weise den Bauchrippen irgend eines Reptils ähneln und die ich für Fischknochen halte, lassen an der Zusammenghörigkeit der *Tröodon*-Knochen Zweifel aufkommen.

Auch Sir A. S. WOODWARD meint, dass der von GILMORE auf Taf. XIV, Fig. 5 als Bauchrippe abgebildete, mehrfach gegabelte Knochen an einen Fischknochen gemahne (Brief von 1. August 1929).

Das Ilium von *Tröodon* unterscheidet sich, wenn man von der kleinen dorsalen Verbreiterung des mittleren Teiles absieht, kaum von dem Ilium von *Rhabdodon*, der mit *Thescelesaurus* nahe verwandt ist. Die ganze Entwicklung der Vorderextremität erinnert ebenfalls an *Thescelesaurus* und stimmt daher mit dem Bauplan des Iliums ganz gut überein und das gleiche gilt auch für die schlanken Knochen des Fusses. Im Gegensatz hierzu weisen die Wucherungen auf dem rückwärtigen Teile des Schädels auf eine starke Entwicklung des Dermal skeletts hin und diese Eigenschaft, die sich mit dem übrigen Skelett nicht vereinbaren lässt, passt ihrerseits wieder ausgezeichnet zu dem *Struthiosaurus*.



artigen Bau des Schädels. Das Ischium von *Struthiosaurus* ist auf diese Weise der einzige Knochen, der thyreophoroide Züge zeigt, denn es fehlt ihm so, wie bei den Ceratopsiden, der mediane, gegen die Pubis gerichtete, flügelartige Fortsatz, aber diesem Zuge allein darf man Anbetracht der übrigen Unterschiede kein allzu grosses Gewicht beilegen. Es muss unbedingt die Möglichkeit vor Augen gehalten werden, dass dieser Fortsatz so, wie bei *Rhabdodon*, auch bei einem Verwandten von *Thescelesaurus* fehle. Auf diesen Punkt ist übrigens schon bei der vorläufigen Beschreibung der siebenbürgischen Dinosaurier in 1923 hingewiesen worden. Vorläufig lehne ich daher, zumal schon vier Skelette von *Struthiosaurus* bekannt sind, GILMORE's Zusammenstellung des *Trödon*-Skeletts ab und halte dasselbe für eine Mischung zweier oder mit Hinzuzählung der Fischknochen dreier Tiere.

Zur schärferen Umschreibung von *Struthiosaurus* ist auch noch ein Vergleich mit dem liasischen *Scelidosaurus* nötig.

*Scelidosaurus:*

Obere Schläfenöffnung wie bei *Stegosaurus*, offen  
 Acromion der Scapula nur angedeutet  
 Femur schlank, mit grossem Trochanter quartus  
  
 Pubis lang, wie bei bipeden Formen und den  
 Stegosauriern  
 Grösstes Panzerelment (Horn) in der Schulter-  
 region; sonst vorwiegend dachförmige Platten  
 Rückenwirbel niedrig  
 Bögen der Schwanzwirbel schwach

*Struthiosaurus:*

wie bei *Ankylosaurus* geschlossen  
 stark  
 abgeflacht, an Stelle des Trochanter quartus  
 nur Tuberosität  
 ebenso  
  
 Horn auf der Schulter?, dachförmige Platten  
 auf den Schwanz reduziert  
 ebenso  
 ebenso

Diese Gegenüberstellung zeigt recht klar, dass *Scelidosaurus* trotz seines Panzers eher zu den Stegosauriern hinneigt, als zu den sich um *Struthiosaurus* gruppierenden Formen, aber man braucht deshalb die Thyreophoroiden doch nicht für eine unnatürliche systematische Einheit zu halten. Es zeigt sich dies aus anderen Vergleichen.

*Psittacosaurus:*

Schläfenöffnung vorhanden  
 Schädelprofil hoch  
 Schädel vorne verschmälert  
 Jugalstachel  
  
 Zähne wie bei *Hypsilophodon*  
 Humerus ziemlich stark und breit  
 Claviculae vorhanden  
 Ilium vertikal, wie bei  
*Hypsilophodon*

*Struthiosaurus:*

geschlossen  
 ebenso  
 nur etwas verschmälert  
 Rauigkeit am Jugale  
  
 komprimiert und vielzinkig  
 unbekannt  
 unbekannt  
 Ilium horizontal, aber schmal

*Edmontonia:*

ebenso  
 länglich  
 noch weniger verschmälert  
 Andeutung einer jugalen  
 Protuberanz  
 ebenso  
 sehr stark und breit  
 fehlen  
 Ilium horizontal, aber breit

<i>Psittacosaurus</i> :	<i>Struthiosaurus</i> :	<i>Edmontonia</i> :
Pubis reduziert	Pubis stabförmig	ganz fehlend
Processus pseudopectinealis kurz	unbekannt	ganz fehlend
Ischium breit, wie bei <i>Hypsilophodon</i>	unbekannt	bandartig

Es ergibt sich aus diesem Vergleich von *Psittacosaurus* mit den beiden anderen Formen, dass das hohe Schädelprofil und der Jugalstachel gemeinsame Züge sind, dass aber *Psittacosaurus* andererseits sehr viele und wichtige Züge mit *Hypsilophodon* gemeinsam hat.

Da die Pubisreduktion bei *Psittacosaurus*, *Ankylosaurus* und den Ceratopsiden auftritt, da ferner der bei *Brachyceratops* bekannte Zahntypus von dem sog. *Protiguanodon*-Zahn abgeleitet werden kann, schliesslich sich das hohe Gesichtsprfil und der Jugalstachel von *Psittacosaurus* auch bei *Protoceratops* finden, scheint *Psittacosaurus*, wie dies schon von GREGORY betont wurde, in die fernere Verwandtschaft von *Protoceratops* zu gehören.

Wegen dieser Verwandtschaft ist es interessant, *Psittacosaurus* auch mit *Tröodon* und mit *Protoceratops* zu vergleichen.

<i>Psittacosaurus</i> :	<i>Protoceratops</i> :	<i>Tröodon</i> :
Zähne wie bei <i>Hypsilophodon</i>	an <i>Hypsilophodon</i> erinnernd	mehr zugespitzt, mit Riefen und Zinken
neun Alveolen	wenig Alveolen	zahlreiche Alveolen
Schädel hoch	Gesichtsschädel hoch	durch Exostosen deformiert
Jugalstachel vorhanden	ebenso	ebenso
Obere Schläfenöffnung gross	überdeckt	klein
keine Nackenkrause	grosse Nackenkrause	Andeutung einer Krause
Schädel vorne zugespitzt	ebenso	ebenso

Alles dies zeigt, dass der *Tröodon*-Schädel, obzwar er in einigem vom allgemeinen Ceratopsiden-Typus abweicht, teilweise eine Mittelstellung zwischen den primitivsten Ceratopsiden und *Psittacosaurus* einnimmt, dass er aber allerdings, wie dies bei einem spätkretazischen Vertreter eines unterkretazischen oder jurassischen Stammes ganz natürlich ist, eine eigene Entwicklungsrichtung einschlug.

Bei der Annahme einer weitläufigen Verwandtschaft zwischen *Tröodon* und den Ceratopsiden kann man die Entstehung seiner Schädelexostose mit jener Anlage in Zusammenhang bringen, die bei den eigentlichen Ceratopsiden zur Entwicklung der Hörner führte. Auf diese Weise lässt sich sogar bei den Dinosauriern die Beobachtung wiederholen, dass bei verschiedenen Tieren an irgendeinem Körperteil scheinbar zwecklos bald Hörner, bald aber Exostosen auftreten, die sich oft auf das eine Geschlecht beschränken und dann gelegentlich (nicht immer: *Chameleon*!) als Waffen verwendet werden. Häufig sind solche Bildungen sporadisch und sozusagen ephemere, wie bei *Tetraceratops* (Pelycosaurier), *Pellephilus* (*Xenarthra*), *Ceratogaulus* (Nagetier), Pferd (pathologisch!); in anderen Fällen werden sie aber Gruppenmerkmale.



Für diesen Satz lassen sich vorläufig folgende, konstant auftretende Parallelreihen anführen:

EXOSTOSEN:	HORNER:
I. Reptilien (am Schädel):	
<i>Tröodon</i>	Ceratopsiden
<i>Chameleon Fischeri</i>	<i>Chameleon Oweni</i>
II. Vögel (am Flügel):	
<i>Pezophaps</i>	<i>Chauna</i> und <i>Plectopterus</i>
III. Säugetiere (am Schädel):	
<i>Giraffinae</i> und <i>Cervidae</i>	<i>Cavicornia</i>
beim Menschen pathologisch	beim Menschen pathologisch

Da nun *Psittacosaurus* wegen seiner Claviculae, seiner Zähne und seiner geringen Zahl von Alveolen an *Hypsilophodon* erinnert, anderseits aber der bei *Scelidosaurus* bemerkbare Zahntypus, der sich bei *Tröodon* und den Ankylosauriern wiederfindet, primitiver sein dürfte, als der von *Hypsilophodon*, denn er erinnert an *Plataeosaurus*, so sieht man, dass uns in dem oberen Mesozoikum Reste von drei gut umschriebenen quadrupeden Typen von Orthopoden entgegentreten, die in *Stegosaurus*, *Ankylosaurus* und den Ceratopsiden kulminieren.

Bei den Ceratopsiden erfolgte mit der Entwicklung offensiver Waffen (Stirnhörner) und dem oft auch bei den grossen *Xenarthra* nachweisbaren Übergange von der omnivoren zur herbivoren Nahrung, wie bei diesen, eine Reduktion des Panzers. Bei den Stegosauriern erfolgte eine ähnliche, bei *Kentrosaurus*, wie dessen Schulterstachel zeigt, erst teilweise erzielte Reduktion, hier war sie aber mit der Entwicklung von Schwanzstacheln verbunden, die das Tier gerade bei einer Verfolgung schützten. Auch bei Pferden lässt sich mehrfach beobachten, dass sie sich, wenn bedrängt, mit dem Kopf gegen vorne in eine enge Stelle stellen, so dass man von vorne und von der Seite an sie nicht heran kann und dass sie hierauf ihre hufbewehrten Hinterbeine gegen den Verfolger wenden.

Darauf, dass bei *Stegosaurus* die starke Entwicklung der dorsalen Plattenreihe mit der lateralen Komprimierung des Körpers und diese wieder mit der Entwicklung des Femurs, resp. mit dem Bestreben des Tieres in Korrelation ist, möglichst lange die zweibeinige Gangart zu bewahren, wurde schon im vierten Teile der Arbeit «Dinosaurierreste aus Siebenbürgen» gewiesen.

In gewisser Hinsicht lässt sich der schmale, langgestreckte Schädelumriss von *Stegosaurus* mit jenem von *Scelidotherium* vergleichen und dem an *Mylodon* erinnernden Schädelumriss von *Panoplosaurus* gegenüberstellen, doch ist, wie schon betont wurde, die Bezahnung eine andere.

Über die Nahrung von *Stegosaurus* lässt sich zwar vorläufig nichts bestimmtes sagen, doch will eine teilweise Myrmekophagie nicht unwahrscheinlich erscheinen. Das Zungenbein der Dinosaurier zeigt, soweit es bisher bekannt ist, im allgemeinen einen vogelartigen Bau,<sup>1</sup> es ist aber im einzelnen recht verschieden (man vergleiche das Zungenbein von *Edmontosaurus* bei VERSLUYS und *Stegosaurus* bei

<sup>1</sup> FÜRBRINGER, M.: Das Zungenbein der Wirbeltiere; Abhandl. Heidelberg, Akad. d. Wiss., Math. Naturw. Kl., Abhandl. 11, Berlin, 1922.

GILMORE). Für *Iguanodon* glaubt DOLLO eine wurmförmige Zunge annehmen zu dürfen und *Stegosaurus* kann ganz gut eine recht weit vorstreckbare Zunge besessen haben. Für ausschliesslich myrmekophag darf man *Stegosaurus* allerdings nicht halten, aber sicher ist, dass die Nahrung von *Stegosaurus* weich war.

Im Gegensatz zu den terrestrischen, aber in einem feuchten, durch ihre Vegetation eine Deckung bietenden Gebiete wohnenden Stegosauriern vervollkommnete sich bei den, verschiedenartige Insekten (Heuschrecken) fressenden und offene Steppen bewohnenden *Ankylosaurinae* der Panzer in rein defensivem Sinne. In der Steppe entwickeln sich eben entweder besonders leichtfüssige Tiere oder solche, die sich, ohne sich zu bewegen, passiv verteidigen können. Wehrlose, lateral komprimierte, dabei schwer bewegliche Tiere, wie *Stegosaurus*, kommen als Dauerbewohner offener, keine Zuflucht gewährender Gebiete nicht vor.

Diese Erweiterung unserer Kenntnisse ermöglicht eine bessere Gruppierung der Thyreophoriden als bisher. Es ergeben sich folgende Einheiten:

I. Familie *Psittacosauridae*: Definition und Inhalt wie in 1928. Diese Familie könnte aber auch als Unterfamilie der *Ceratopsidae* aufgefasst werden.

II. Familie *Ceratopsidae*: Definition und Inhalt wie in 1928. Eine Gruppe, die in ethologisch den rezenten Rhinocerosen gleichzustellenden Formen kulminiert.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Die Annahme von TAIT und BARNUM BROWN (How the Ceratopia carried and used their head; Trans. Roy. Soc. Canada; Sect. V, Ottawa 1928), dass die grosse Rotationsfreiheit des Schädels der Ceratopsiden durch die Gewohnheit erworben worden wäre, mit Zuhilfenahme ihrer Stirnhörner dünne Bäume in der Nähe des Bodens zu brechen, um das oben befindliche Laub abfressen zu können, scheint mir trotz TAIT's schöner ologischer Methode nicht überzeugend. Vor allem will mir die Ableitung der mit Stirnhörnern versehenen *Ceratopsinae* von den nur mit Nasenhörnern versehenen *Monocloninae*, die den Ausgangspunkt dieser Annahme bildet, unwahrscheinlich erscheinen. *Torosaurus*—*Pentaceratops*—*Anchiceratops*—*Arrhinoceratops*—*Diceratops* einerseits, *Chasmosaurus* und *Centrosaurus* andererseits sind, was die Entwicklung der Hörner und den Verschluss der Öffnungen der Nackenkrause belangt, sehr schöne biologische Parallelreihen. (Moderne Analogien der Hornentwicklung: Rind und Rhinoceros). Richtig ist allerdings in TAIT's und BARNUM BROWN's Ausführungen, dass alle Ceratopsiden ihre pflanzliche, wie mir aber scheint, keineswegs eben weiche (aus Rohr bestehende?) Nahrung bei seitlicher Kopfhaltung in den Mund führten, aber die Notwendigkeit plötzliche Schädelbewegungen auszuführen, resp. das Gleichgewicht bei einer plötzlichen gewaltsamen Lageänderung des Schädels zu bewahren, kann man sich, wie mir scheint, ungezwungener aus dem Gebrauche der Hörner als Angriffswaffen im Kampfe und der Krause als Schild beim Auffangen der Stösse des Gegners erklären, als mit der Hypothese von TAIT und BARNUM BROWN. Nur durch die Annahme der Hörner als Waffen wird die ungeheure Verstärkung der Halswirbelsäule erklärbar, welche die Stösse auf den, am Boden fast unbeweglich verankerten Rumpf zu übertragen hatte. Dass die breitspurige Stellung der Vorderfüsse der Ceratopsiden weder mit dem Nahrungserwerb, noch mit dem Gebrauch der Hörner als Waffen zusammenhängt, zeigt sich am besten daran, dass sie auch bei den Ankylosauriern auftritt, die weder Hörner hatten, noch pflanzenfressende Tiere waren. Will man sich von der Kampfweise der Ceratopsiden halbwegs eine Vorstellung machen, so muss man stets bedenken, dass ihre Vorderkörper wegen der aus ihrer zweibeinigen Periode ererbten schlechten Konstruktion der Arme tief lag, ihr Schwerpunkt daher sehr weit vorne war, dass ferner ihre rückwärtigen Extremitäten leichter beweglich waren als die vorderen und dass sie daher dem Angriffe eines von der Flanke kommenden Gegners nur dann gewachsen waren, wenn sie sich rechtzeitig um die Vorderfüsse wenden konnten. Ein gegenseitiges, mit einem vorhergehenden Zurücktretten verbundenes Anrennen, wie dies bei Schafen und Ziegen vorkommt, bei deren Kämpfen zuerst die Wucht des Körpers den Gegner wendet, worauf erst das Horn den Flankenstoss ausübt, wird man bei den Ceratopsiden nicht erwarten dürfen. Im Gegensatz hierzu waren ihre langen und gerade ganz vorwärts gerichteten Hörner zum Führen eines geraden Stosses sehr geeignet.

Möglicherweise schlich sich bei ihren Kämpfen der eine an den anderen von der Seite heran und führte seinen geraden kurzen Stoss, wenn er die ungeschützte Flanke vor sich zu haben glaubte. Übrigens beweisen bei manchem *Monoclonius* die schweren, auf der Krause sichtbaren Wunden und bei anderen die ganz zerbrochenen Hörner drastisch, wozu Krause und Hörner dienten. Allenfalls wäre bei der Kampfart der *Ceratopsinae* die eine Annahme diskutabel, dass diese im Gegensatz zu den *Monocloninae* den Schädel des schwächeren Gegners zwischen ihre Hörner zu bekommen trachteten, um hierauf den Gegner umzulegen, resp. zu werfen.

Auch bei den hornbewährten Säugetieren ist übrigens die Kampfart sehr verschieden. Einige (Schafe, Ziegen) trachten den Gegner durch die Kraft des Stosses zu werfen und durch Neigen des Hauptes den Stoss des Gegners im Wege des



- III. Familie *Stegosauridae*: Definition und Inhalt wie in 1928. Kulmination in Ameisen(?) fressenden Waldtieren.
- IV. Familie *Nodosauridae*: obere Schläfenöffnung ganz oder beinahe ganz geschlossen, Scapula mit Acromion, Humerus breit, Ilium horizontal. Am ganzen Körper stark bepanzert, quadruped. In Heuschrecken fressenden Tieren kulminierend.
- a) Unterfamilie *Acanthopholinae*: Schädel klein, rund, vogelartig; Kiefer vorne schmal zugespitzt. Femur relativ schlank; Pubis stabförmig. Hals und Schulter mit doppelter Stachelreihe: *Acanthopholis*, *Hylaeosaurus*, *Rhodanosaurus*, *Struthiosaurus*, *Trödon*.
- b) Unterfamilie *Panoplosaurinae*: Schädel von mittlerer Grösse und etwas gerundet, Kiefer vorne gerade abgeschnitten. Kein Processus pseudopectinealis, Pubis reduziert, Ischium bandförmig. Paarige Nuchalplatten und scharfe Seitenschilder: *Dyoplosaurus*, *Edmontonia*, *Hierosaurus*, *Panoplosaurus*, *Scolosaurus*, *Stegopelta*.
- c) Unterfamilie *Ankylosaurinae*: Schädel flach, Kiefer abgerundet. Kein Processus pseudopectinealis, Pubis reduziert, Ischium bandförmig. Femur abgeplattet mit verdickten Enden. Nacken mit mehreren Platten, Rumpf mit grossen Seitenstacheln: *Ankylosaurus*, *Euoplocephalus*, *Hoplitosaurus*, *Palaeoscincus*, *Polacanthus*, *Polacanthoides*, *Sarcolestes*.
- d) Unterfamilie *Nodosaurinae*: unvollkommen bekannt, zonarer Rückenpanzer, ohne Stacheln(?): *Nodosaurus*, *Loricosaurus*.<sup>1</sup>

Die phylogenetischen Beziehungen der Orthopoden gehen am deutlichsten aus der nachfolgenden schematischen Zusammenstellung hervor, bei der allerdings nur die wesentlichsten Typen berücksichtigt wurden, weshalb mehrere Unterfamilien fehlen:

## I. ORNITHOPODOIDEA.

### A) *Kalodontidae* + *Trachodontidae*.

Obere Schläfenöffnungen wegen der fortschreitenden Entwicklung der Kaumuskulatur persistierend; terrestrische, später amphibische Tiere.

9 Alveolen	Hypsilo-	10–16 Alveolen	Camposaurinae	ca. 40 Alveolen	Trachodontidae
Zähne gerieft		Zähne gerieft u. gekielt		Zähne gekielt	
Proc. pseud. pect. klein		Proc. pseud. pect. gross		Proc. pseud. pect. gross	
Pubis gross		Pubis gross		Pubis etwas reduziert	
biped		biped		biped	
Panzerspuren		nackthäutig		nackthäutig	

starken Ligamentum nuchae elastisch aufzufangen, andere hingegen (Hirsche) bringen zuerst auf den Kopf des Gegners einen konstanten Druck zur Geltung und stechen erst, wenn sie den Gegner in eine zum Slosse geeignete Lage gedrückt haben.

Dass die Nahrung der *Ceratopsidae* aus jungem Rohr bestand, scheint mir durch den bei einem Laubfresser aus- geschlossenen spitzen Kieferumriss, durch die Stärke des Praemaxillare, des Praedentale und des Os rostrale, ferner durch die auf eine starke Kaumuskulatur weisende Entwicklung des Kronfortsatzes, den zum Schneiden eingerichteten Bau der Backen- zähne und schliesslich dadurch belegbar, dass sie ihre Nahrung, wie dies TAIT und BROWN bewiesen, mit um die Längsachse rotiertem Schädel pflückten, resp. abschnitten. Wegen des Kieferumrisses sei auf das verschiedenartige Kie- erende der rezenten, Laub oder Gras fressenden Rhinocerosse gewiesen.

<sup>1</sup> *Loricosaurus* HUENE (in litteris). Unter diesem Namen beschreibt HUENE aus der Kreide Südamerikas stammende

## II. THYREOPHOROIDA.

A) *Psittacosauridae* + *Ceratopsidae*.

Tendenz die oberen Schläfenöffnungen wegen der Hörnerbildung zu überdachen; terrestrisch, im Buschwald und Röhricht. Herbivor.

9 Alveolen	<i>Psittacosauridae</i>	9—13 Alveolen	<i>Leptoceratopsinae</i>	30—40 Alveolen	<i>Ceratopsidae</i>
Zähne gerieft		Zähne gekielt u. etwas gerieft		Zähne gekielt	
Proc. pseud. pect. klein		Proc. pseud. pect. ?		Proc. pseud. pect. gross	
Pubis klein		Pubis ?		Pubis stark reduziert	
halb biped		quadruped ?		quadruped	
Panzerspuren		nackthäutig, Nackenkrause		nackthäutig, Nackenkrause u. Schädelhorn	

B) *Stegosauridae*.

Obere Schläfenöffnungen wegen Rückbildung der Kaumuskulatur etwas abnehmend; terrestrisch; Waldtiere. Myrmekophag ?

?	16 + ? Alveolen	<i>Scelidosaurinae</i>	23 Alveolen	<i>Stegosaurinae</i>
	Zähne vielzinkig		Zähne gebläht	
	Proc. pseud. pect. ?		Proc. pseud. pect. gross	
	Pubis gross		Pubis gross	
	halb biped		quadruped	
	Rumpfpanzer		nackthäutig mit Dorsalplatten	

C) *Nodosauridae*.

Obere Schläfenöffnungen wegen der Entwicklung eines Panzers teilweise oder ganz geschlossen; terrestrisch, Steppenbewohner. Insektivor.

?	17—20 Alveolen	<i>Acanthopholinae</i>	ca. 20 Alveolen	<i>Ankylosaurinae</i>
	Zähne vielzinkig		Zähne vielzinkig	
	Proc. pseud. pect. ?		Proc. pseud. pect. fehlt	
	Pubis vorhanden		Pubis fehlt	
	quadruped		quadruped	
	Rumpfpanzer		Rumpfpanzer	

Panzerplatten, die auf einen *Dasypus*-artig bepanzerten Dinosaurier weisen, wogegen *Scolosaurus* eine eher *Glyptodon*-artige Verteilung der Panzelemente zeigt, ohne hiermit allerdings den kugelförmigen, an *Testudo* erinnernden Körperbau von *Glyptodon* zu verbinden. Möglicherweise kann übrigens das Vorkommen von zahlreichen runden Panzelementen und die tiefe Einbettung der übrigen im Gewebe bei *Loricosaurus* als Reduktionserscheinung gedeutet werden. Auch HUENE stellt *Loricosaurus*, wie er mir mitteilte, in die Nähe von *Nodosaurus*.



Diese Zusammenstellung zeigt, dass die *Nodosauridae* mit den *Stegosauridae* näher verwandt sind, als mit den *Ceratopsidae*. Als gemeinsamen Ahnen der *Nodosauridae* und *Stegosauridae* werden wir eine triadische Form erwarten müssen, die, ähnlich wie *Psittacosaurus*, wenige Alveolen, vielzinkige Zähne, einen kleinen Processus pseudopectinealis, aber eine grosse Pubis hatte, biped war und Spuren eines Hautpanzers aufwies. In gewisser Hinsicht könnte man daher den Ausdruck *Thyreophoroidea* auf die *Stegosauridae* und *Nodosauridae* beschränken.

Die Mannigfaltigkeit der unter dem Begriffe Thyreophoroiden zusammengefassten Formen zeigt schon jetzt, dass wir von den ausschliesslich terrestren Reptilien des Mesozoikums erst sehr wenig wissen. Diese Mannigfaltigkeit wird umso auffälliger, wenn man sie mit der relativen Monotonie der in vielen Exemplaren bekannten, sumpfbewohnenden Ornithomimididen vergleicht.

Geologisch ist die genauere Kenntnis von *Struthiosaurus* deshalb wichtig, weil sie die schon in 1917 aufgestellte und in 1923 wiederholte Behauptung bestätigt, dass auf den Inseln der oberen Kreidezeit in Europa solche primitive Formen ein Refugium gefunden hatten, die anderswo schon in der unteren Kreide ausgestorben waren. Als solche primitive Formen wurden bisher erkannt: *Kallokibotium* NOPCSA, *Titansaurus* BLANFORD, *Rhabdodon* MATHERON, *Orthomerus* SEELEY und *Struthiosaurus* BUNZEL.

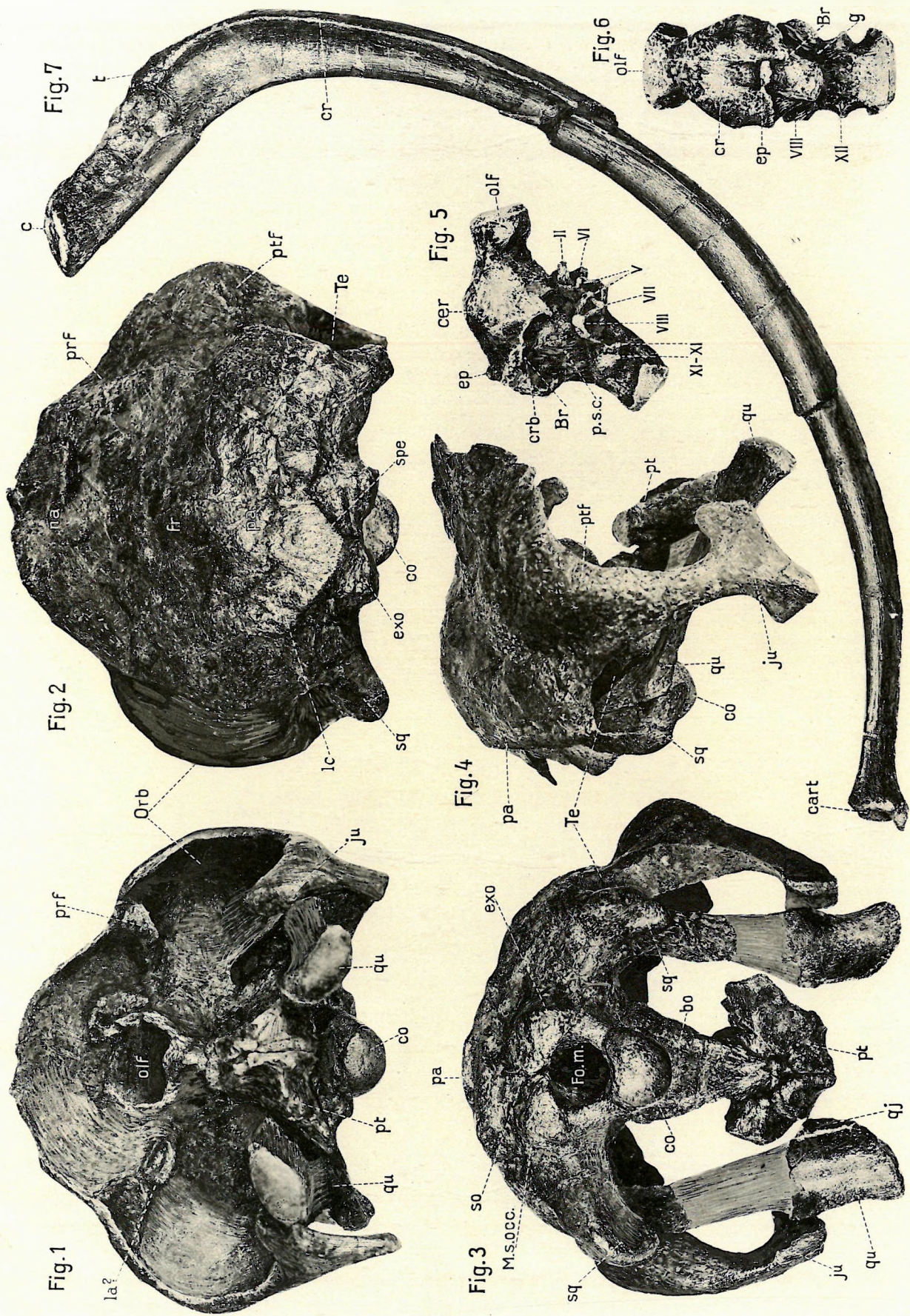
TAFELERKLÄRUNG.

*Struthiosaurus transsylvanicus* NOP.

(Alle Figuren  $\frac{2}{3}$  der nat. Grösse.)

- Fig. 1. Schädel von vorne.  
 co: Condylus,  
 ju: Jugale,  
 la?: Lacrymale  
 (Alietmoid?),  
 olf: Regio olfactoria,  
 Orb: Orbita,  
 prf: Praefrontale,  
 pt: Pterygoid,  
 qu: Quadratum.
- Fig. 2. Schädel von rückwärts.  
 co: Condylus,  
 exo: Exoccipitale,  
 fr: Frontale,  
 lc: Musculus longissimus  
 capitis,  
 na: Nasale,  
 Orb: Orbita,  
 prf: Praefrontale,  
 ptf: Postfrontale,  
 spe: Musculus spinalis  
 capitis,  
 sq: Squamosum,  
 Te: Temporalöffnung.
- Fig. 3. Schädel von unten (man beachte namentlich bei dieser Figur das auf Seiten 5 und 11—12 über die Quadrata gesagte!).  
 bo: Basioccipitale,  
 co: Condylus,  
 exo: Exoccipitale,  
 Fo. m.: Foramen magnum,  
 ju: Jugale,  
 M. s. occ.: Musculus sub-  
 occipitalis,  
 pa: Parietale,  
 pt: Pterygoid,  
 qj: Quadratojugale,  
 qu: Quadratum,  
 sq: Squamosum,  
 So: Supraoccipitale,  
 Te: Temporalöffnung.
- Fig. 4. Schädel von der Seite.  
 co: Condylus,  
 ju: Jugale,  
 pa: Parietale,  
 ptf: Postfrontale,  
 pt: Pterygoid,  
 qu: Quadratum,  
 Te: Temporalöffnung.
- Fig. 5. Ausguss der Hirnhöhle.  
 Br: Bruchzone,  
 crb: Cerebellum,  
 cer: Cerebrum,  
 ep: Epiphyse,  
 olf: Olfactorius,  
 P. s. c: rückwärtiger semi-  
 zirkulärer Kanal,  
 II—XI: Nerven.
- Fig. 6. Ausguss der Hirnhöhle von oben.  
 Br: Bruch,  
 cr: Cerebrum,  
 ep: Epiphyse,  
 g: Gegend des semi-  
 zirkulären Kanals,  
 olf: Olfactorius,  
 VIII, XII: Nerven.
- Fig. 7. Rippe von hinten.  
 c: Capitulum,  
 cart: distales Knorpelende,  
 cr: dorsale Verbreiterung,  
 t: Tuberculum.







TAFELERKLÄRUNG.

*Struthiosarus transsylvanicus* Nop.

(Alle Figuren  $\frac{2}{3}$  der nat. Grösse.)

- Fig. 1. Atlas von vorne.  
ar: Rippe des Atlas.
- Fig. 2. Atlas von rückwärts.  
ar: Atlasrippe, hy: Hypapophyse, od: Eindruck des Processus odontoideus.
- Fig. 3. Atlas von unten (vorderes Ende unten).  
ar: Atlasrippe.
- Fig. 4. Atlas von oben (vorderes Ende unten).  
ar: Atlasrippe.
- Fig. 5. Atlas von der Seite (vorderes Ende links).  
ar: Atlasrippe, hy: Hypapophyse.
- Fig. 6. Halswirbel von vorne.  
d: Diapophyse, p: Parapophyse, ptz: Postzygapophyse.  
n: Neurapophyse, prz: Praezygapophyse.
- Fig. 7. Halswirbel von rückwärts.  
d: Diapophyse, n: Neurapophyse, ptz: Postzygapophyse.  
hy: Hyperapophyse, p: Parapophyse.
- Fig. 8. Halswirbel von unten.  
d: Diapophyse, p: Parapophyse, prz: Praezygapophyse.
- Fig. 9. Halswirbel von der Seite.  
hy: Hyperapophyse, n: Neurapophyse, ptz: Postzygapophyse.
- Fig. 10. Halswirbel von oben.  
hy: Hyperapophyse, n: Neurapophyse, ptz: Postzygapophyse.
- Fig. 11. Rückenwirbel von vorne.  
d: Diapophyse (abgebrochen), prz: Praezygapophyse.
- Fig. 12. Rückenwirbel von unten.  
k: basaler Kiel.
- Fig. 13. Rückenwirbel von der Seite.  
d: Diapophyse (abgebrochen), n: Neurapophyse (abgebrochen), p: Parapophyse,  
prz: Praezygapophyse.
- Fig. 14. Panzerplatte von der Seite.  
ant: vorderes Ende, post: rückwärtiges Ende.
- Fig. 15. Dieselbe Panzerplatte von rückwärts.
- Fig. 16. Dieselbe Panzerplatte von oben.



Fig.1

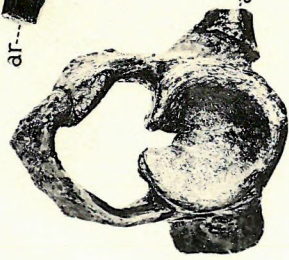


Fig.3

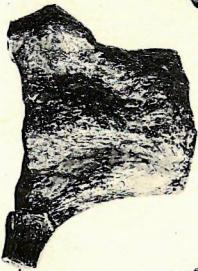


Fig.2

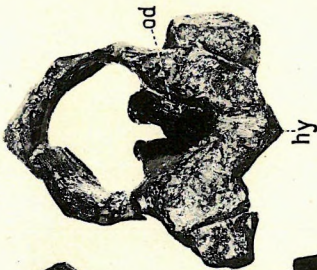


Fig.11

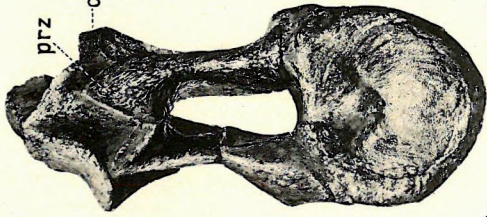


Fig.12

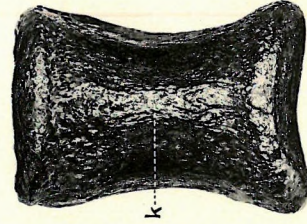


Fig.13

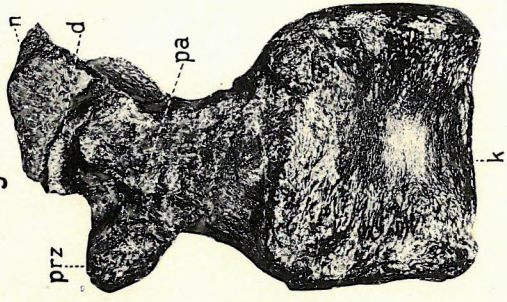


Fig.5

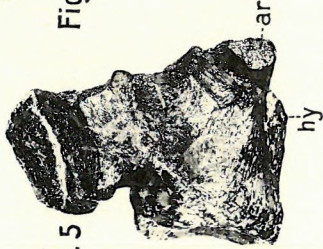


Fig.4

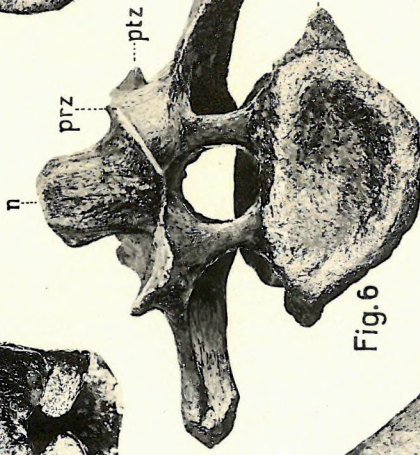
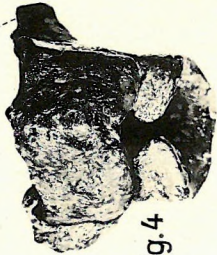


Fig.6

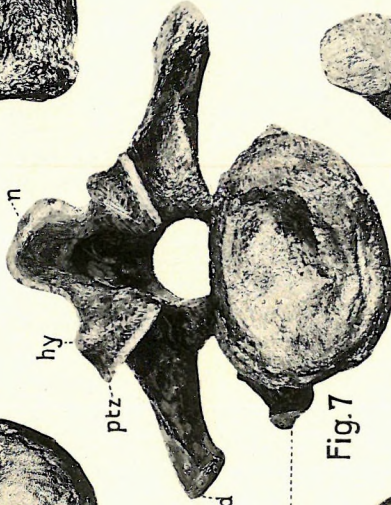


Fig.7

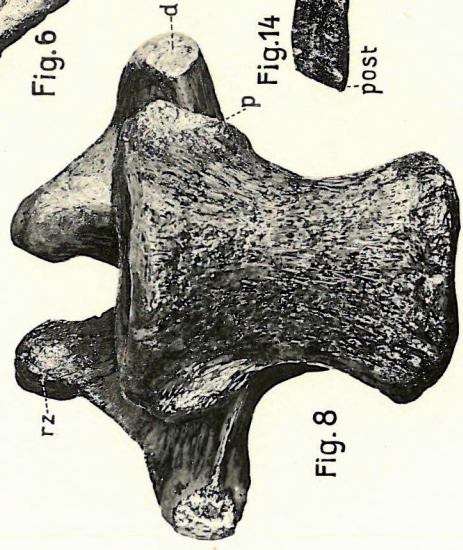


Fig.8

Fig.14



Fig.15



Fig.9

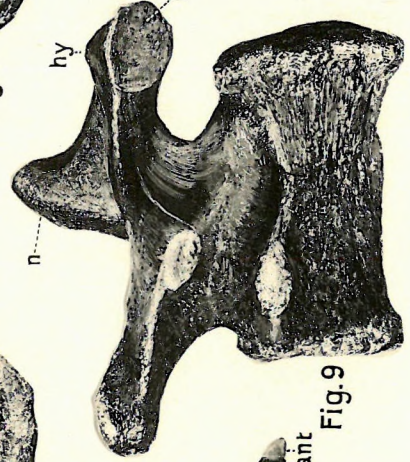


Fig.10

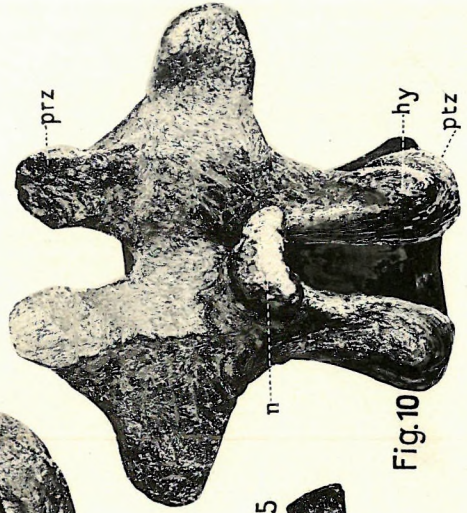


Fig.16





TAFELERKLÄRUNG.

*Struthiosaurus transsylvanicus* NOP.

(Alle Figuren  $\frac{2}{3}$  der nat. Grösse.)

Fig. 1. Proximaler Schwanzwirbel von oben.

ptz: Postzygapophyse.

Fig. 2. Derselbe Wirbel von der Seite.

ptz: Postzygapophyse.

Fig. 3. Derselbe Wirbel von unten.

ptz: Postzygapophyse.

Fig. 4. Derselbe Wirbel von hinten.

ptz: Postzygapophysen.

Fig. 5. Scapula von hinten.

acr: Acromion,

gl: Glenoidfläche,

sut: Scapulo-Coracoidnaht.

co: Coracoid,

Fig. 6. Dieselbe Scapula von aussen.

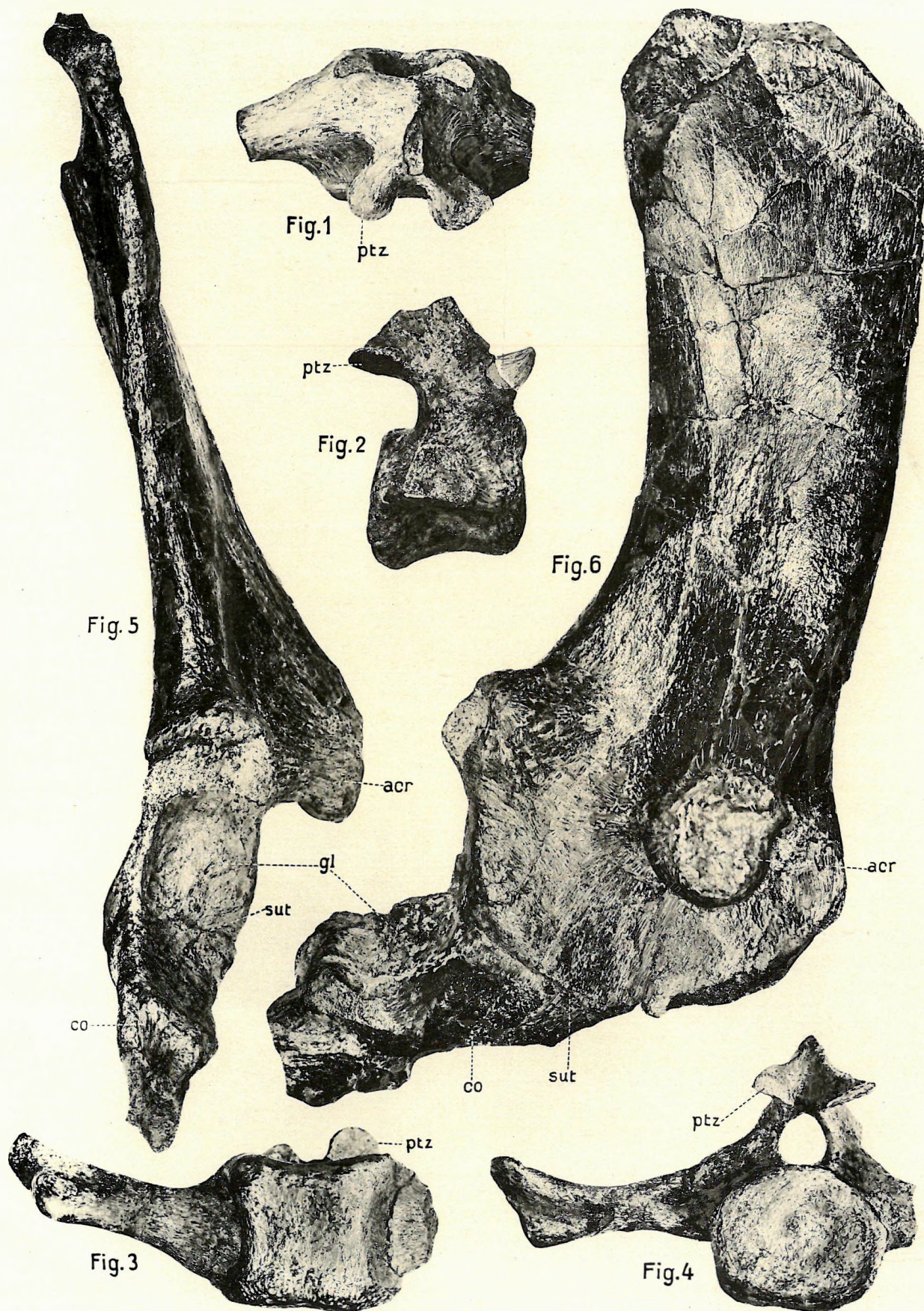
acr: Acromion,

gl: Glenoidfläche,

sut: Scapulo-Coracoidnaht.

co: Coracoid,







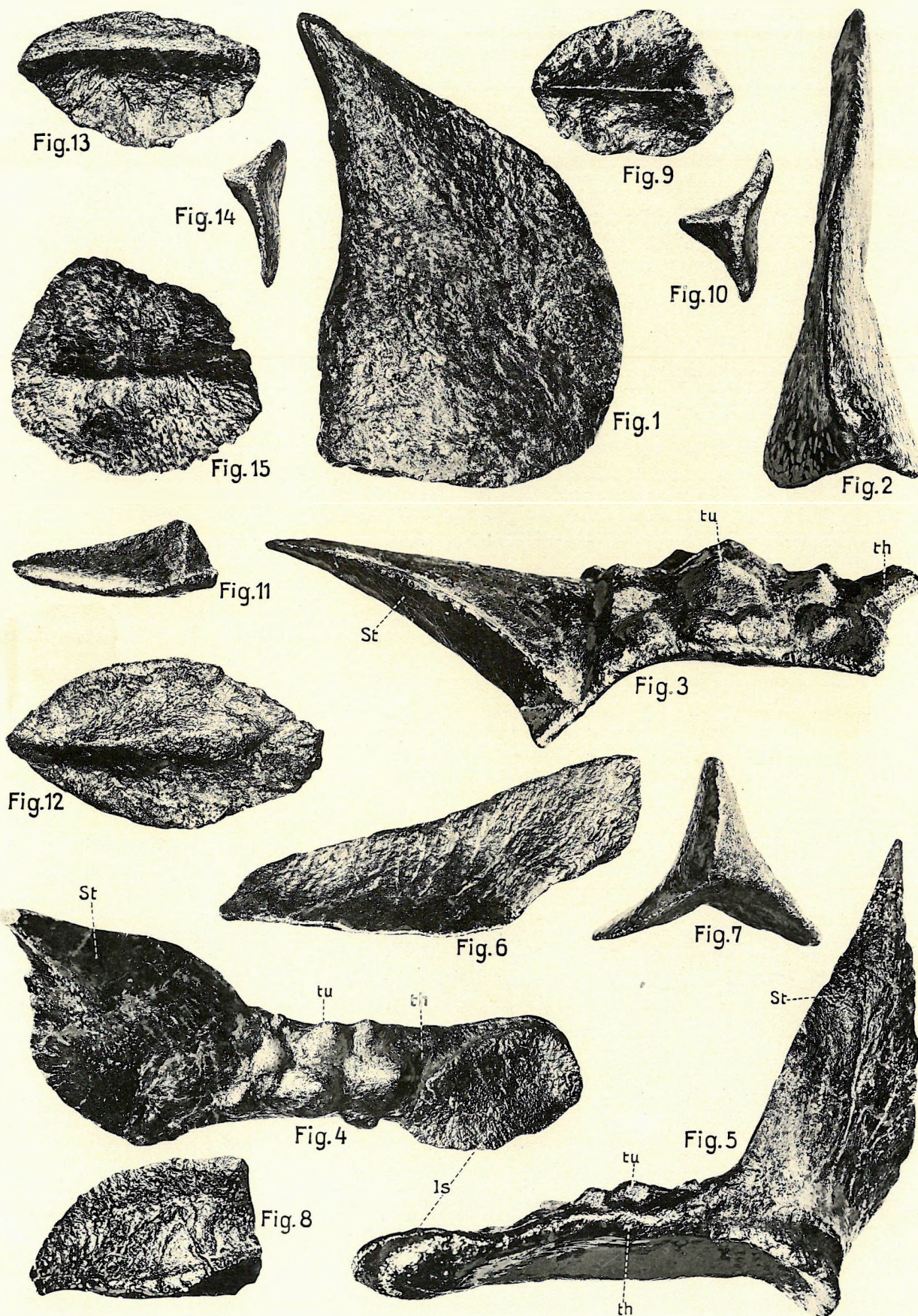
TAFELERKLÄRUNG.

*Struthiosaurus austriacus* BUNZEL.

(Alle Figuren, mit Ausnahme von Fig. 8,  $\frac{2}{3}$  der nat. Grösse. Die Stücke Fig. 1–7 und 9–16 stammen vom Exemplare B, Fig. 8 vom Exemplar A, ist aber auf die Grösse des Exemplares B reduziert.)

- Fig. 1. Lateralstachel von oben.  
Fig. 2. Derselbe Stachel von vorne.  
Fig. 3. Rückwärtiges Nackensegment von hinten.  
    St: aufgesetzter Medianstachel,                      tu: aufgesetzte Haut-Tuberkeln.  
    th: «thekale» Dermalossifikation,  
Fig. 4. Mittleres Nackensegment von oben.  
    ls: aufgesetzte Lateralschuppe,                      th: «thekale» Dermalossifikation,  
    St: aufgesetzter Medianstachel,                      tu: aufgesetzte Haut-Tuberkeln.  
Fig. 5. Dasselbe Nackensegment von rückwärts.  
    ls: aufgesetzte Lateralschuppe,                      th: «thekale» Dermalossifikation,  
    St: aufgesetzter Medianstachel,                      tu: aufgesetzte Hauttuberkeln.  
Fig. 6. Mittlerer Schwanzschild (rückwärtiges Ende rechts).  
Fig. 7. Ein gleiches Stück von rückwärts.  
Fig. 8. Weiter rückwärts gelegener Schwanzschild (rückwärtiges Ende rechts,  $\frac{6}{10}$  d. nat. Grösse).  
Fig. 9. Distaler Schwanzschild (rückwärtiges Ende rechts).  
Fig. 10. Dasselbe Stück von rückwärts.  
Fig. 11. Dasselbe Stück von der Seite (rückwärtiges Ende rechts).  
Fig. 12. Flache, mediane Rückenplatte (rückwärtiges Ende links).  
Fig. 13. Flache, randliche Rückenplatte von oben.  
Fig. 14. Dasselbe Stück von dem einen Ende.  
Fig. 15. Dünne Panzerplatte von oben.







TAFELERKLÄRUNG.

*Rhodanosaurus ludgunensis* NOP.

( $\frac{2}{3}$  der nat. Grösse; der Kopf des Pfeiles bei allen Figuren gegen vorne gerichtet.)

Fig. 1. Asymmetrische Seitenplatte.

a) von der Seite, b) vom einen Ende.

Fig. 2. Hornartig verdickter, stumpfer Stachel.

a) von oben, b) von hinten, c) von der Seite.

Fig. 3. Schwanzschild aus der Mitte des Schwanzes.

a) von oben, b) von hinten, c) von der Seite.

Fig. 4. Weiter rückwärts gelegener Schwanzschild.

a) von oben, b) von hinten, c) von der Seite.

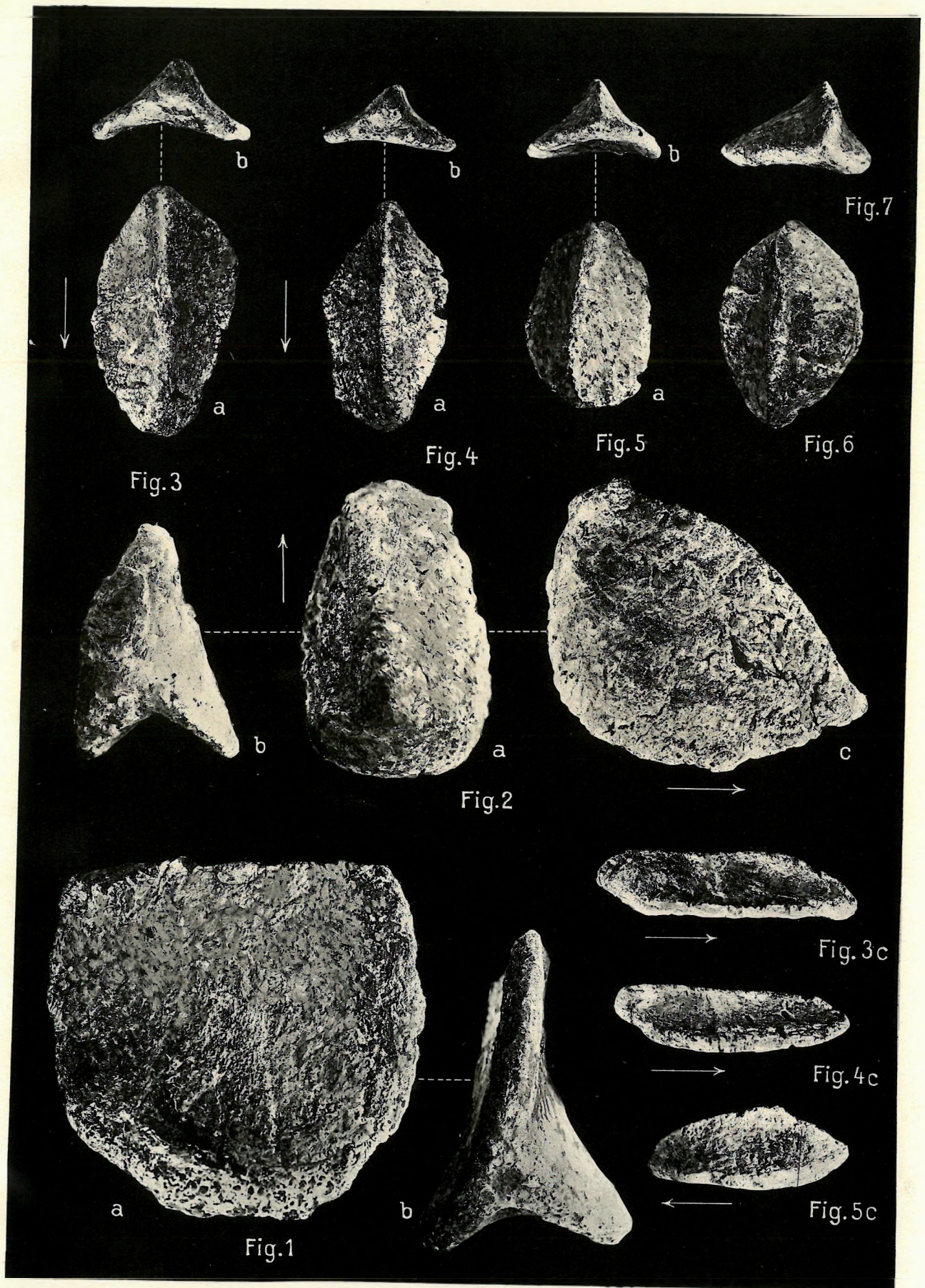
Fig. 5. Rückenplatte.

a) von oben, b) vom einen Ende, c) von der Seite.

Fig. 6. Rückenplatte von oben.

Fig. 7. Andere Rückenplatte vom einen Ende.





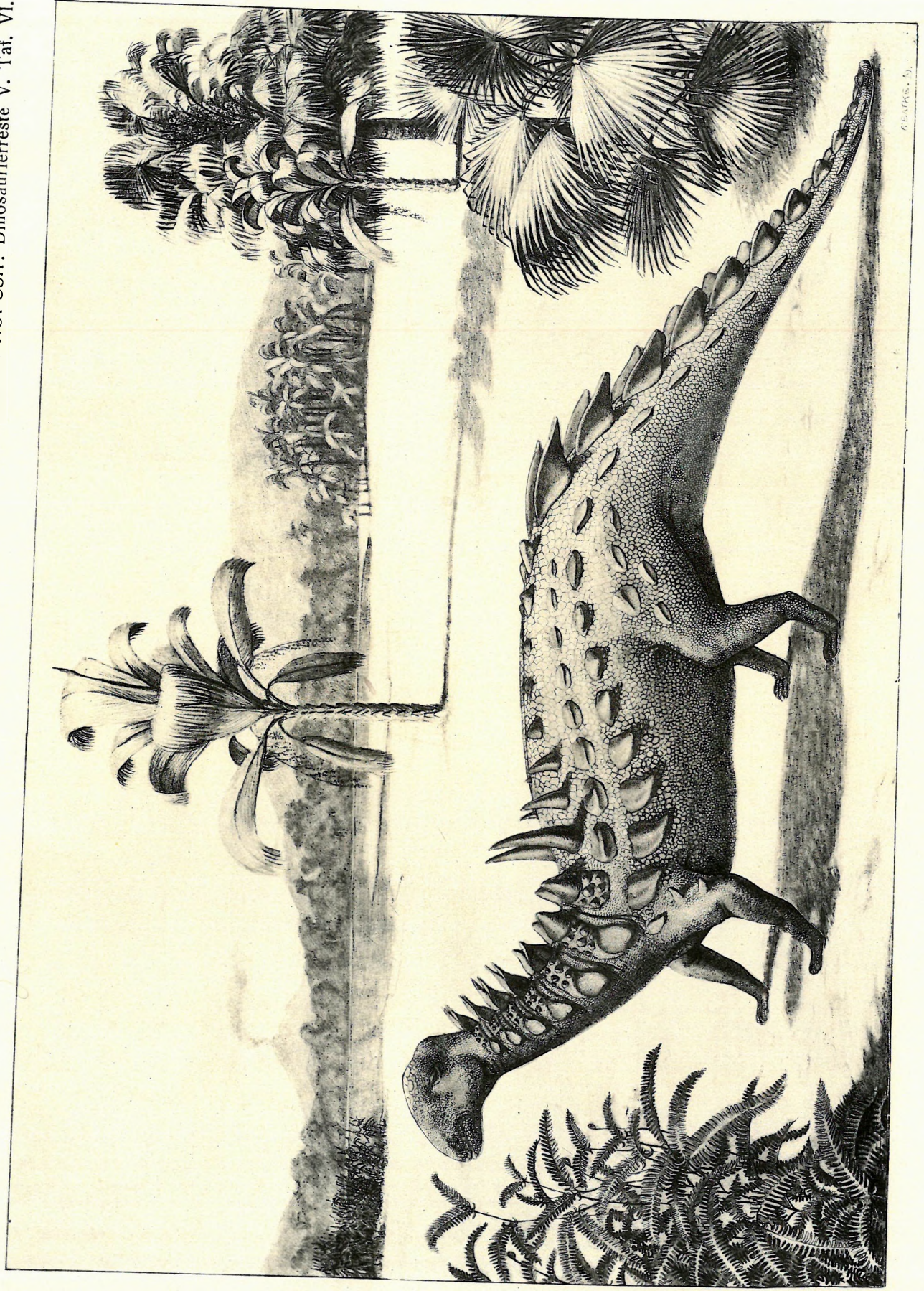


TAFELERKLÄRUNG.

Ungefähres Habitusbild eines Struthiosauriers.

Nach Anleitung von BARON FR. NOPCSA gezeichnet vom akad. Maler FRANZ BATKE (Wien, XII, Edelsinn-Strasse 6). Gesamtlänge ungefähr 3 m.







## INHALTSVERZEICHNIS.

	Seite
I. Einleitung .....	1
Literaturnachweis .....	3
II. Beschreibung der neuen Reste .....	5
1. Schädel .....	5
2. Ausguss der Hirnhöhle .....	13
3. Wirbel und Rippen .....	18
a) Halswirbel .....	18
b) Rückenwirbel .....	23
c) Schwanzwirbel .....	25
d) Rippe .....	26
4. Schultergürtel .....	28
5. Dermalossifikation .....	31
6. Fragmente .....	31
III. Der Typus <i>Struthiosaurus</i> .....	32
1. Zusammengehörigkeit von <i>Struthiosaurus</i> und <i>Crataeomus</i> .....	32
2. Neubearbeitung der Gosau-Reste .....	34
a) Schädelteile .....	35
b) Wirbel und Rippen .....	38
c) Becken .....	40
d) Extremitäten .....	41
e) Panzerplatten .....	42
3. <i>Rhodanosaurus</i> nov. gen. aus der Provence .....	47
4. Definition von <i>Struthiosaurus</i> .....	49
5. Rekonstruktion und Biologie .....	50
6. Systematische Stellung .....	62